ROBERT LEJUEZ
Faculté des Sciences de Caen et Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer

Comparaison morphologique, biologique et génétique de quelques espèces du genre *Sphaeroma* Latreille (Isopodes flabellifères)

Etude de ***S. SERRATUM*** (Fabricius),

de ***S. MONODI*** Bocquet, Hoestland, Lévi,

de ***S. BOCQUETI*** Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez,

de ***S. RUGICAUDA*** Leach et de ***S. HOOKERI*** Leach.

1966

Extrait des
ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
& GÉNÉRALE
Tome 107 – fascicule 4 –

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542711_0003

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE, BIOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *SPHAEROMA* LATREILLE (ISOPODES FLABELLIFÈRES) *

Etude de *S. SERRATUM* (Fabricius)
de *S. MONODI* Bocquet, Hoestland, Lévi
de *S. BOCQUETI* Daguerre de Hureaux, Hoeslandt, Lejuez
de *S. RUGICAUDA* Leach et de *S. HOOKERI* Leach

PAR

Robert LEJUEZ
Faculté des Sciences de Caen et Laboratoire maritime de Luc-sur Mer

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

AVANT-PROPOS

Avant de commencer cet exposé, c'est une grande joie pour moi que de pouvoir exprimer ici ma très profonde gratitude et mes remerciements les plus vifs à Monsieur le Professeur Ch. Bocquet, Directeur du Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie de Gif-sur-Yvette. La confiance dont il a bien voulu m'honorer en m'acceptant dans son Laboratoire et en me proposant ce travail dont il a assumé la direction, l'intérêt qu'il n'a cessé de me témoigner, les encourage-

* Ce mémoire constitue le texte intégral de la thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles (première thèse) soutenue par Robert Lejuez, à la Faculté des Sciences de Caen, le 24 mars 1966, devant un jury composé de Monsieur P. Lubet, Président, de Mademoiselle N. Démeusy et de Monsieur J. Signoret, examinateurs, de Monsieur C. Bocquet, invité.

ments constants et les nombreux conseils qu'il m'a toujours prodigués avec affection m'ont apporté, à tous moments, un soutien précieux.

Je prie Monsieur le Professeur G. Teissier, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, de trouver ici l'expression de ma respectueuse reconnaissance pour avoir accepté de me parrainer auprès du C.N.R.S. durant mon affectation comme Stagiaire de Recherches, et pour ses encouragements qui m'ont permis de poursuivre mes investigations des populations Sphéromiennes. Je le remercie en outre, ainsi que Messieurs les Professeurs Bocquet et Petit, d'avoir bien voulu accepter la charge de publier ce mémoire dans les Archives de Zoologie expérimentale et générale.

Je tiens à assurer de ma profonde reconnaissance Monsieur le Professeur A. Vandel, Membre de l'Institut, qui a eu l'obligeance de présenter mes notes préliminaires à l'Académie des Sciences.

Je remercie très sincèrement Monsieur le Professeur P. Lubet ainsi que Mademoiselle N. Démeussy, Professeur, et Monsieur J. Signoret, Maître de Conférences, de la bienveillance qu'ils veulent bien m'accorder en acceptant de faire partie de mon jury de thèse.

Mes remerciements vont également à tous ceux qui m'ont aidé dans mes récoltes ou qui m'ont envoyé du matériel, et en particulier, Messieurs G. Petit, Professeur, H. Hoestlandt, Recteur des Facultés Catholiques de Lyon, Maître de Recherches au C.N.R.S. et E. Rasmussen (Danemark).

Il m'est également très agréable de remercier mes amis, E. Tinturier, M. Saussey, A. Lemercier, J. J. Cléret, Y. Turquier, G. Prunus et P. Lécher, pour l'aide amicale qu'ils m'ont fournie, ainsi que tous les membres du personnel du Laboratoire de Zoologie et de la Station Maritime de Luc-sur-Mer.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Première partie

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DE CINQ ESPÈCES DE *SPHAEROMA* : *S. SERRATUM* (FABRICIUS), *S. MONODI* BOCQUET, HOESTLANDT, LÉVI, *S. BOCQUETI* DAGUERRE DE HUREAUX, HOESTLANDT, LEJUEZ, *S. RUGICAUDA* LEACH, *S. HOOKERI* LEACH

CHAPITRE I. — **Considérations générales sur le genre *Sphaeroma***

A. — Caractères morphologiques du genre *Sphaeroma* Latreille, 1801

B. — Limites du genre — Problèmes de synonymie

C. — Distribution géographique des espèces européo-africaines

CHAPITRE II. — **Etude morphologique et biologique de cinq espèces du genre *Sphaeroma***

A. — Méthodes et techniques
- I. Origine des populations étudiées.
- II. Conditions d'élevage.

B. — *Sphaeroma serratum* (Fabricius), 1887
- I. Caractères morphologiques spécifiques.
- II. Caractères biologiques et préférences écologiques.

C. — *Sphaeroma monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi, 1954.
- I. Caractères morphologiques spécifiques.
- II. Caractères biologiques et préférences écologiques.

D. — *Sphaeroma bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez, 1960
- I. Caractères morphologiques spécifiques.
- II. Caractères biologiques et préférences écologiques.

E. — *Sphaeroma rugicauda* Leach, 1814
- I. Caractères morphologiques spécifiques.
- II. Caractères biologiques et préférences écologiques.

F. — *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814
- I. Caractères morphologiques spécifiques.
- II. Caractères biologiques et préférences écologiques.

G. — Résumé des principales différences entre les espèces étudiées de *Sphaeroma*.
- I. Différences morphologiques.
- II. Différences biologiques et écologiques.

CHAPITRE III. — **Polytypisme de l'espèce *S. hookeri* Leach**

A. — Etude de deux sous-espèces de *S. hookeri*
I. Caractères de *S. hookeri hookeri* Lejuez, 1962.
II. Caractères de *S. hookeri mediterranea* Lejuez, 1962.

B. — Caractères morphologiques distinctifs des *S. hookeri* du pourtour méditerranéen
I. Exemplaires des étangs des Bouches-du-Rhône.
II. Exemplaires de la rivière la Durançole.

C. — Hybridation expérimentale entre *S. h. hookeri* et *S. h. mediterranea*
I. Caractères morphologiques et biologiques.
II. Sub-spéciation des *S. hookeri.*

CHAPITRE IV. — **Hybridation inter-spécifique chez *Sphaeroma***

A. — Hybridation expérimentale
I. Caractères des hybrides de première génération.
1. Hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. rugicauda.*
2. Hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. monodi.*
3. Hybridation entre *S. monodi* et *S. rugicauda.*
II. Caractères des hybrides de deuxième génération.
III. Caractères des hybrides de croisements en retour.
IV. Essais négatifs d'hybridation.

B. — Hybridation naturelle
I. Hybridation naturelle entre *S. h. hookeri* et *S. rugicauda*
II. Cas des autres espèces.

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE

Deuxième partie

GÉNÉTIQUE COMPARÉE DU POLYCHROMATISME DE CINQ ESPÈCES DE *SPHAEROMA* : *S. SERRATUM* (FABRICIUS), *S. MONODI* BOCQUET, HOESTLANDT, LÉVI, *S. BOCQUETI* DAGUERRE DE HUREAUX, HOESTLANDT, LEJUEZ, *S. RUGICAUDA* LEACH, *S. HOOKERI* LEACH

CHAPITRE V. — **Polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (Fabricius)**

A. — Identification des différents mutants

B. — Résultats génétiques

C. — Génétique des populations naturelles

CHAPITRE VI. — **Polychromatisme de *Sphaeroma monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi**

A. — Description du polychromatisme
I. Polychromatisme structural.
II. Polychromatisme additionnel.

B. — Etude génétique du polychromatisme

I. Dominance des gènes de structure par rapport à *discretum*.

II. Etude de la série *nigrum*, *album* et *rubrum*.

III. Liaison des gènes de structure et des gènes de nature des pigments.

IV. Liaison des différents gènes de structure entre eux.

V. Le problème particulier des *bimacumulatum* et des *lineatum* à bande marginales.

C. — Résumé et conclusions

CHAPITRE VII. — **Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez**

A. — Description du polychromatisme

I. Polychromatisme structural.

II. Polychromatisme additionnel.

B. — Etude génétique du polychromatisme

I. Dominance des gènes de structure par rapport à *discretum*.

II. Etude des gènes de nature des pigments *luteum* et *hesperidum*.

III. Liaison des gènes de structure et des gènes de nature des pigments.

IV. Liaison des différents gènes de structure entre eux.

C. — Résumé et conclusions

CHAPITRE VIII. — **Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda* Leach**

A. — Description du polychromatisme

I. Polychromatisme structural.

II. Polychromatisme additionnel.

B. — Etude génétique du polychromatisme

I. Dominance des gènes de structure par rapport à *discretum*.

II. Liaison des différents gènes de structure entre eux.

III. Etude du gène *luteum*. Liaison de ce gène de nature des pigments et des gènes structuraux.

C. — Résumé et conclusions

CHAPITRE IX. — **Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri* Leach**

A. — Description du polychromatisme

I. Polychromatisme structural.

II. Polychromatisme additionnel.

III. Le phénotype *immaculatum*.

B. — Etude génétique du polychromatisme

I. Dominance des gènes de structure par rapport à *discretum*.

II. Liaison des différents gènes de structure entre eux.

III. Etude du gène *hesperidum* — Liaison de ce gène et des gènes structuraux.

C. — Résumé et conclusions

Conclusion de la deuxième partie. Analyse comparée des polychromatismes des diverses espèces de *Sphaeroma*

A. — Ressemblances et dissemblances entre les polychromatismes spécifiques.

B. — Mutations parallèles dans les différentes formes

C. — Polychromatisme et position respective des différentes espèces à l'intérieur du genre *Sphaeroma*

Conclusion générale

Résumé

Index bibliographique

INTRODUCTION

Bien que les Isopodes Flabellifères du genre *Sphaeroma* aient, dès 1801, fait l'objet de nombreuses observations de systématique traditionnelle, c'est seulement depuis une quinzaine d'années que leur intérêt biologique a été mis en évidence.

En 1951, Bocquet, Lévi et Teissier ont établi la nature génétique du polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (Fabricius), précisé les relations des gènes responsables des phénotypes les plus régulièrement présents dans les populations naturelles, et étudié la structure phénotypique et génotypique d'une vingtaine de populations armoricaines de l'espèce. Les travaux qui ont été effectués depuis ont confirmé que *S. serratum* constitue, grâce à sa distribution unidimensionnelle, grâce à son morcellement en un très grand nombre de populations sédentaires, presque toutes très denses, occupant chacune un territoire très limité, grâce à la netteté de la majorité de ses phénotypes et à la diversité génétique de ses populations, un matériel très favorable à des recherches de génétique des populations. Cette espèce représenta même le seul organisme marin permettant des recherches dans ce domaine de la biologie évolutive jusqu'en 1965, date à laquelle West publia les résultats de quelques recherches similaires sur un autre Sphérome, vivant d'ailleurs dans des eaux saumâtres : *S. rugicauda* Leach.

Tout en m'ayant permis d'entrer en 1958, avec l'accord de Monsieur le Professeur Teissier, dans l'équipe attachée à l'étude des populations de *S. serratum*, Monsieur le Professeur Bocquet m'a suggéré, en 1959, d'entreprendre des recherches de systématique évolutive sur le genre *Sphaeroma* et, plus précisément, de tenter d'apprécier dans quelle mesure la morphologie comparée, la biologie comparée, l'hybridation expérimentale ou naturelle, l'analyse comparée des polychromatismes spécifiques permettaient de déterminer les positions relatives des différentes espèces du genre *Sphaeroma* à l'intérieur du genre auquel elles appartiennent.

Dans le présent mémoire, je me suis efforcé d'apporter les éléments de solution à ce problème délicat, pour les cinq espèces dont j'ai pu me procurer suffisamment d'individus : *S. monodi* Bocquet, Hoestlandt et Lévi, *S. bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt et Lejuez, *S. rugicauda* Leach et *S. hookeri* Leach.

Dans une première partie, je m'attacherai, après quelques considérations générales sur le genre *Sphaeroma,* à définir d'abord les caractères morphologiques, biologiques et écologiques particuliers à chacune des cinq espèces. J'étudierai ensuite avec quelque détail les deux sous-espèces de *S. hookeri, S. h. hookeri* et *S. h. mediterranea* et préciserai les caractères de leurs hybrides expérimentaux. D'autres expériences d'hybridation, inter-spécifique cette fois, ayant réussi, je décrirai, en les comparant aux espèces parentes, les hybrides *hookeri hookeri-rugicauda, hookeri hookeri-monodi* et *monodi-rugicauda* et signalerai un cas d'hybridation naturelle entre *hookeri hookeri* et *rugicauda,* ce qui me conduira à reprendre le problème, souvent discuté, de la validité spécifique des *hookeri* et des *rugicauda* que j'interprète comme espèces jumelles. L'ensemble des informations ainsi acquises justifiera une première évaluation des écarts systématiques existant entre les espèces étudiées.

Après un bref rappel des résultats antérieurement obtenus sur la génétique de *S. serratum,* la seconde partie de ce travail sera consacrée à la description des phénotypes et à la génétique du polychromatisme des quatre espèces *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri.* Pour chaque espèce, tous les gènes repérés sont autosomiques, dominants par rapport à un gène *discretum,* responsable, à l'état homozygote, du phénotype structural le plus simple, et localisés sur une même paire de chromosomes. Enfin, une analyse comparée des polychromatismes spécifiques viendra confirmer les résultats systématiques obtenus en conclusion de la première partie.

Le parallélisme des déductions auxquelles nous ont conduit deux ordres d'observations indépendants semblent garantir la validité de nos conclusions sur la position respective des cinq espèces étudiées, conclusion dont la portée évolutive sera brièvement discutée.

Première partie

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DE CINQ ESPÈCES DE *SPHAEROMA* : *S. SERRATUM* (FABRICIUS), *S. MONODI* BOCQUET, HOESTLANDT, LÉVI, *S. BOCQUETI* DAGUERRE DE HUREAUX, HOESTLANDT, LEJUEZ, *S. RUGICAUDA* LEACH, *S. HOOKERI* LEACH.

Chapitre Premier

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE GENRE *SPHAEROMA*

Les *Sphaeroma* sont des Crustacés Péracarides qui appartiennent à l'ordre des Isopodes, au sous-ordre des Flabellifères, à la famille des *Sphaeromatidae* et à la sous-famille des *Sphaeromatinae*.

La diagnose générique qui suit n'est qu'un rappel des définitions classiques et des additions ou corrections de détails apportées notamment par Th. Monod.

A. — Caractères morphologiques du genre *Sphaeroma* Latreille, 1801

Les *Sphaeroma* sont des Crustacés de petite taille ou de taille moyenne qui peuvent atteindre 20 mm de longueur.

Le corps est peu allongé, mais globuleux, capable de se rouler en boule. Les femelles apparaissent généralement plus bombées et demeurent plus petites que les mâles.

La tête, sub-rectangulaire et prolongée à l'avant par un rostre très court, est moins large que le reste du corps. Les yeux composés sont réniformes et latéro-dorsaux.

Les antennules sont formées d'une hampe 3-articulée et d'un fouet multi-articulé qui porte des aesthètes disposées linéairement à l'extrémité distale interne des différents articles. Ces asques sensoriels ne semblent jouer aucun rôle dans la reconnaissance et le rapprochement des sexes (Lemercier, 1959).

Les antennes sont composées d'une hampe 5-articulée et d'un fouet multi-articulé. Les articles du fouet antennaire portent, à leur extrémité distale, de nombreuses soies souples, disposées en arc-de-cercle. Ces soies sont souvent plus nombreuses et plus développées chez le mâle que chez la femelle et permettent, pour certaines espèces, l'identification rapide des sexes.

Le corps mandibulaire, de forme massive, est prolongé du côté interne par deux apophyses et porte un palpe 3-articulé du côté externe. Entre la *pars incisiva* et la *pars molaris* s'insèrent une « spine-row » et une *lacinia mobilis* qui fait cependant défaut sur la mandibule droite.

Les maxillules sont constituées d'un large endite externe dont l'extrémité distale est ornée d'épines, et d'un endite interne étroit garni de quelques soies épineuses.

Les maxilles sont formées d'un précoxopodite qui porte un coxopodite terminé par un endite interne et un basipodite prolongé par deux endites lamelleux.

Les maxillipèdes qui recouvrent les autres pièces buccales présentent un intérêt particulier pour la détermination des espèces à l'intérieur du genre *Sphaeroma*. Le basipodite se prolonge par un endite interne et porte un palpe 5-articulé du côté externe. Selon les espèces, les bords internes des articles II-IV du palpe ne sont pas prolongés en lobes ou possèdent des lobes, soit peu saillants, soit relativement développés. Les articles II-V sont munis de nombreuses et longues soies.

Les sept segments thoraciques libres portent chacun une paire de péréiopodes orientés vers l'avant pour les quatre premières paires et dirigés vers l'arrière pour les trois dernières paires. Ces péréiopodes

sont grêles et formés de six articles (1). L'ischiopodite et le méropodite des trois premières paires notamment sont ornés de nombreuses et longues soies plumeuses ou relativement glabres. Au même titre que le palpe du maxillipède, la phanérotaxie du propodite de la première paire de pattes thoraciques offre un intérêt taxonomique particulier. Nous trouvons une ou deux grosses phanères pectinées à l'angle sterno-distal, au voisinage immédiat d'une autre phanère pectinée de la face rostrale. A proximité de ces formations, il peut exister une rangée distale transversale de longues soies.

Les oviductes débouchent latéralement sur le cinquième sternite thoracique des femelles et les canaux déférents des mâles s'ouvrent à l'extrémité d'une paire de pénis, en position sub-médiane sur le septième sternite thoracique. Les oostégites qui limitent la chambre incubatrice ou marsupium dépendent des deuxième, troisième et quatrième paires de péréiopodes. Chez les femelles matures, il y a alternance de stades à oostégites développés se recouvrant sur la ligne médiane et de stades à oostégites réduits à de petites languettes.

L'abdomen est formé d'un bloc étroit résultant de la fusion des premiers segments abdominaux et d'un vaste pléotelson né de la fusion des derniers segments et du telson.

Les pléopodes comprennent deux lames foliacées portées par un sympodite. Chez les mâles pubères, un stylet copulateur s'insère à l'angle proximal interne de l'endopodite de chaque pléopode de la deuxième paire. L'exopodite de la troisième paire est toujours unisegmenté et présente, au plus, une légère trace d'articulation sur son bord externe. L'endopodite du quatrième pléopode est terminé par un lobe apical plus ou moins saillant, incurvé vers l'intérieur.

L'endopodite des uropodes, dont les deux rames ont sensiblement même longueur, présente généralement une extrémité distale arrondie.

L'extrémité caudale du pléotelson est toujours plus ou moins largement arrondie.

(1) J'ai adopté la terminologie utilisée par VANDEL dans « la Faune de France des Isopodes terrestres ».

Le coxopodite étant fusionné au corps, les six articles sont : le basipodite, l'ischiopodite, le méropodite, le carpopodite, le propodite et le dactylopodite.

B. — Limites du genre — Problèmes de synonymie

Le genre *Sphaeroma* renferme d'assez nombreuses espèces dont certaines (*S. rugicauda* Leach et *S. hookeri* Leach) ont parfois été rangées par différents auteurs dans le genre voisin *Exosphaeroma* créé par Stebbing en 1900. Pour cette raison, il paraît utile de préciser les limites du genre qui nous occupe en rappelant succinctement les caractères qui le différencient du genre *Exosphaeroma*.

La diagnose originale de Stebbing fait seulement appel au caractère morphologique des articles II-IV du palpe du maxillipède, pourvus de lobes prononcés du côté interne chez *Exosphaeroma*, alors que les articles homologues des *Sphaeroma* ne possèdent pas de lobes ou ne montrent que des lobes peu saillants.

Cependant, l'examen et la description d'une série d'espèces dont les lobes sont intermédiaires entre ceux d'*Exosphaeroma gigas* et de *Sphaeroma serratum* (Fabricius) démontrent que la détermination des deux genres d'après ce seul critère morphologique ne repose pas sur des bases solides.

Bien que, dès 1900, Stebbing ait reconnu lui-même que *S. rugicauda* possède des maxillipèdes bien différents de ceux de *S. serratum* et malgré l'excellent mémoire de Hansen sur la classification des *Sphaeromidae* (1905), il a fallu attendre les travaux de Torelli (1930) et surtout de Th. Monod (1932) pour clarifier nos connaissances sur la famille des *Sphaeromatidae*. Monod a, en effet, entrepris « une énumération commentée des *Sphaeromatidae* ouest et nord-africains, étendue de façon à constituer une liste des espèces méditerranéennes actuellement connues », réfutant notamment l'opinion couramment admise « que tout *Sphaeroma* européen à uropodes denticulés est un *serratum* et tout *Sphaeroma* à uropodes non denticulés un *rugicauda* » ; il reconnaît la validité du genre *Exosphaeroma* qui n'a aucun représentant européen et signale les caractères morphologiques qui le séparent du genre *Sphaeroma* :

Exosphaeroma : bords internes des articles II-IV du palpe du maxillipède prolongés en lobes saillants et munis de soies courtes et peu nombreuses; péréiopodes I-III trapus, robustes, à soies courtes et rares, non plumeuses; absence de rangée distale transversale de soies sur la face rostrale du propodite de P 1; oostégites

n'arrivant pas en contact sur la ligne médiane; exopodite du pléopode III très distinctement 2-articulé; endopodite du pléopode IV ne formant pas de lobe apical; extrémité caudale du pléotelson étroitement arrondie ou pointue.

Sphaeroma : bords internes des articles II-IV du palpe du maxillipède non prolongés en lobes ou prolongés en lobes plus ou moins saillants et munis de longues et nombreuses soies; péréiopodes I-III grêles, à soies nombreuses plumeuses ou non; présence ou absence d'une rangée distale transversale de soies sur la face rostrale du propodite de P 1; oostégites se recouvrant sur la ligne médiane; exopodite du pléopode III toujours uni-articulé; endopodite du pléopode IV terminé par un lobe apical; extrémité caudale du pléotelson plus ou moins largement arrondie.

D'après la morphologie du maxillipède, MONOD a défini trois sections à l'intérieur du genre *Sphaeroma,* ayant respectivement pour types *S. serratum, S. ephippium* A. Costa et *S. rugicauda.*

En 1943, VERHOEFF a proposé le nom générique d'*Europosphaera* pour trois Sphéromes d'Europe bien connus : *S. serratum, S. rugicauda* et *S. hookeri,* mais FORSMAN (1952) n'a pas adopté ce nouveau genre et a conservé la nomenclature établie par la plupart des zoologistes.

Les problèmes de la synonymie des différentes espèces, discutées de façon très précise par GUÉRIN-MÉNEVILLE (1840), STEBBING (1910), OMER-COOPER (1927), MONOD (1932), OMER-COOPER et RAWSON (1934) seront brièvement rappelés au moment de l'étude morphologique de chaque espèce.

Au cours des recherches sur le polychromatisme de *S. serratum* le long des côtes d'Europe, deux espèces nouvelles ont été découvertes (*S. monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi, 1954 et *S. bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez 1960) et plusieurs stations du Sphérome africain *S. venustissimum* Monod ont été repérées. A l'exception de *S. podicipitis* Monod, de *S. marginatum* Milne-Edwards et de *S. ephippium,* dont la présence est douteuse ou exceptionnelle, le nombre des espèces actuellement décrites et bien réparties sur les côtes d'Europe Occidentale s'élève à six : *S. serratum, S. rugicauda, S. hookeri, S. bocqueti* et *S. venustissimum.* Je décrirai prochainement, en collaboration avec C. BOCQUET, une septième espèce récemment découverte par B. SWEDMARK près de Roscoff.

C. — Distribution géographique des espèces européo-africaines

De toutes les espèces répandues sur nos côtes, *S. serratum* présente la plus vaste répartition géographique dans les régions chaudes et tempérées de l'hémisphère nord puisqu'on le signale de l'Irlande à Port Etienne, entre les latitudes 54 °N et 20° 56′ N. Sur le continent, les côtes du Boulonnais semblent constituer sa limite nord, car sa présence en Belgique n'a pas été confirmée, bien que Forsman mentionne l'espèce des côtes allemandes, danoises et même suédoises. Ce Sphérome est également bien répandu de la Méditerranée Occidentale à l'Adriatique et jusqu'à Suez.

S. rugicauda et *S. hookeri,* également très cosmopolites, remontent plus au nord puisqu'on les trouve sur les côtes belges, hollandaises, allemandes, danoises et suédoises. On les rencontre également en Afrique Occidentale, en Espagne et en Grande-Bretagne. La présence de *rugicauda* en Norvège, en Pologne et en Méditerranée est contestée; par contre, dè nombreuses stations de *hookeri* ont été signalées dans le bassin méditerranéen.

Depuis sa description, *S. monodi* a été rencontré sur les côtes de France, depuis Arcachon jusqu'à Ambleteuse. Il est également connu des côtes belges, espagnoles, de Grande-Bretagne et d'Irlande.

En raison de la découverte récente de *S. bocqueti,* trois stations seulement sont actuellement connues : deux sont portugaises et établies sur la côte de l'Algarve, à Sagres et à Lagos, la troisième est la station marocaine type mentionnée dans le chapitre II.

Enfin, d'autres espèces comme *S. walkeri* Stebbing, *S. ephippium* et *S. pulchellum* (Colosi) ne sont connues que des côtes africaines de l'Atlantique ou de la Méditerranée Orientale.

CHAPITRE II

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DE CINQ ESPÈCES DU GENRE *SPHAEROMA*

Les Sphéromes qu'on rencontre sur les côtes d'Europe et d'Afrique Occidentale se répartissent en un certain nombre d'espèces bien définies par différents caractères morphologiques communs aux deux sexes. Quatre espèces, choisies en raison de leur abondance et de leur riche polychromatisme, feront essentiellement l'objet de nos investigations. Deux d'entre elles, *S. monodi* et *S. bocqueti,* sont purement marines, les deux autres, *S. rugicauda* et *S. hookeri,* étant inféodées à des milieux saumâtres. Des comparaisons effectuées sur des *S. hookeri* provenant des côtes de Méditerranée et d'Europe Occidentale m'ont permis de définir, en 1962, les deux sous-espèces *S. hookeri mediterranea* et *S. hookeri hookeri.*

Je me limiterai, dans les diagnoses spécifiques qui suivent, aux seuls caractères morphologiques qui offrent une valeur taxonomique différentielle. Ces caractères, définis à partir d'individus mâles, prélevés directement dans la nature ou provenant de descendances nées au Laboratoire et maintenues dans des conditions standard qui seront précisées, ont été décrits qualitativement d'une façon aussi précise que possible afin de permettre la comparaison des différentes espèces étudiées d'une part, et la comparaison des hybrides inter-spécifiques avec leurs parents d'autre part. En effet, l'hybridation inter-spécifique est un fait et de nombreux hybrides ont été obtenus expérimentalement entre les trois espèces *S. monodi, S. rugicauda* et *S. hookeri.* La comparaison des données qualitatives des espèces étudiées, jointes à celles des hybrides inter-spécifiques, permettra, du point de vue morphologique, de situer ces espèces les unes par rapport aux autres.

L'étude du développement post-embryonnaire d'individus appartenant aux quatre espèces considérées montre que celles-ci présentent également des différences d'ordre biologique.

Avant d'exposer les particularités morphologiques et biologiques des quatre espèces étudiées particulièrement, je fournirai quelques indications sur les méthodes et les techniques employées au cours de ce travail, ainsi qu'un rappel précis des caractères morphologiques différentiels de *S. serratum*, accompagné de quelques données biologiques.

A. — Méthodes et techniques

I. *Origine des populations étudiées.*

1) *Sphaeroma serratum.*

Les descriptions et les figures de l'espèce *serratum* ont été faites à partir d'individus appartenant à la population naturelle, très dense, de Commes (côte du Calvados).

2) *Sphaeroma monodi.*

La population représentative de l'espèce *monodi* provient d'échantillons recueillis à Pirou (côte occidentale du Cotentin), en bordure de la plage, parmi le platier rocheux et caillouteux, plus ou moins cimenté par des blocs d'Hermelles, dans les tubes desquelles se logent les Sphéromes. D'autres spécimens, prélevés dans les stations de Roscoff, de Luc-sur-Mer, de Villers-sur-Mer, ont été utilisés à des fins de génétique formelle.

3) *Sphaeroma bocqueti.*

La population représentative de l'espèce *bocqueti* a été obtenue par l'élevage d'un échantillon d'une cinquantaine d'individus provenant d'une station située sur la côte Atlantique du Maroc, sur la commune de Dar Bouâzza, au lieu dénommé « Plage des Tamaris », au sud-ouest de Casablanca.

4) *Sphaeroma rugicauda.*

La population représentative de l'espèce *rugicauda* provient d'échantillons récoltés au filet dans une rigole d'écoulement, près d'un lavoir, en bordure de la route de Courseulles à Graye-sur-Mer (côte du Calvados). Une population considérable s'y installe sporadiquement en raison de l'abondance des pluies ou de la remontée de l'eau de mer aux grandes marées. D'autres individus, utilisés pour les expériences de génétique, proviennent de diverses localités des côtes de la Manche : Regnéville et Barneville (côte ouest du Cotentin), Penzé (côte du Finistère), embouchure de l'Orne (côte du Calvados) et des côtes danoises : Roskildefjord et Isefjord Vellerup.

5) *Sphaeroma hookeri.*

La population représentative de la sous-espèce *hookeri* a été élevée à partir d'échantillons recueillis dans le canal de Caen à la Mer, au niveau de « Pegasus Bridge », à Bénouville. Les Sphéromes vivent en grand nombre sous les blocs et les cailloux situés en bordure à faible profondeur. Il suffit de soulever doucement les pierres et de prélever à l'aide d'une pince fine les individus qui y sont accrochés. D'autres spécimens, provenant de Penzé et des environs immédiats de Kiel, ont été utilisés pour le travail de génétique formelle.

La population représentative de la sous-espèce *mediterranea* provient de l'élevage d'individus prélevés, au filet, sur les bords des étangs méditerranéens, l'étang du Canet en particulier, où ils vivent en mélange avec *Idotea balthica stagena* Tinturier-Hamelin, parmi les *Ruppia maritima* L. et *Zostera nana* Roth.

II. *Conditions d'élevage.*

D'une manière générale, les Sphéromes s'élèvent assez facilement au Laboratoire dans des conditions standard qu'il convient de définir.

Les femelles ovigères choisies et les couples constitués sont isolés dans des critallisoirs de 500 cm³, remplis aux 2/3 d'eau de mer filtrée, et maintenus dans la salle d'élevage où la température varie normalement entre 18° et 25°, mais peut même atteindre et dépasser 30° en été.

La nourriture est uniquement constituée de filaments d'Entéromorphes et de fragments de feuilles d'orme séchées, préalablement ramollies dans l'eau douce pendant quelques jours. C'est la même technique qui a été employée pour l'élevage des *Jaera*, des *Idotea* et des *Cymodoce*.

Les repiquages des progéniteurs ont été effectués régulièrement tous les huit jours. Bien que, dans ces conditions d'élevage, les portées obtenues à partir des croisements réalisés au Laboratoire soient moins importantes que celles provenant de femelles prélevées dans la nature après fécondation, le nombre des jeunes demeure, cependant, assez satisfaisant pour des recherches de génétique. Le nombre moyen des individus d'une portée varie avec l'espèce. Ce nombre croit au cours des deux premières portées et diminue ensuite sensiblement chez les rares femelles qui donnent une troisième ponte.

Les *serratum* ne donnent qu'une seule portée par an. En Bretagne, les premières éclosions se produisent aux environs de la mi-juin et les dernières début septembre. Chaque ponte renferme, en moyenne, une cinquantaine de jeunes.

Les *monodi* donnent généralement deux portées par an, la première en mai-juin, la seconde en septembre-octobre. Certains jeunes nés au printemps peuvent déjà se reproduire à l'automne, mais la plupart doit attendre l'âge de six mois. Le nombre moyen des descendants est d'environ 60 pour la première ponte, alors qu'il n'est que de 25 à 30 pour la seconde portée. Le nombre maximum observé était de 124 jeunes.

Les *bocqueti*, susceptibles de se reproduire vers quatre à cinq mois, pondent en général toute l'année, avec un ralentissement pendant l'hiver, les portées se succédant environ tous les trois mois. Le nombre moyen des jeunes est de 35 à 40,

et le maximum observé, pour un croisement réalisé au Laboratoire, a été de 88 descendants. Une même femelle peut donner deux à trois portées, rarement quatre.

Les *rugicauda* ont une croissance assez lente et ne peuvent se reproduire qu'à l'âge de cinq à six mois. Ils présentent un repos sexuel assez marqué et ne donnent, en principe, que deux pontes par an, la période de reproduction s'étendant approximativement d'avril à octobre. En élevage, une femelle donne au plus deux portées, souvent même une seule. Le nombre moyen des jeunes se situe entre 30 et 40, et la portée la plus forte, pour une femelle récoltée ovigère, a été de 92 descendants.

Les *hookeri* ont une croissance beaucoup plus rapide et sont capables de se reproduire dès l'âge de deux à trois mois. Dans les étangs du littoral méditerranéen français, la période de reproduction s'étend du mois de février jusqu'à la fin septembre, tandis que dans la mer Baltique, elle ne s'étend que de mai à septembre (Giraud-Laplane, 1962). Dans le canal de Caen à la mer, cette période est aussi longue que dans les étangs méditerranéens et des femelles incubantes ont même été récoltées en novembre.

Une femelle peut donner, au Laboratoire, trois portées, parfois quatre, à des intervalles de deux à trois mois. Le nombre moyen des jeunes d'une descendance est approximativement de 35, et le maximum observé, pour une femelle récoltée après fécondation, a été de 112 individus.

B. — *Sphaeroma serratum* (Fabricius), 1787

Oniscus serratus, Fabricius, 1787 — *Sphaeroma cinerea*, Bosc, 1801; Latreille, 1804 — *Sphaeroma serrata*, Leach, 1814 — *Sphaeroma cinerea*, Risso, 1816 — *Sphaeroma serratum*, Lamarck, 1818; Leach 1818 — *Sphaeroma cinerea*, Audouin et Savigny, 1822 — *Sphaeroma serratum*, Desmarets, 1825 — *Sphaeroma cinerea*, Bosc, 1830 — *Sphaeroma serratum*, Costa, 1838; Guérin-Méneville, 1840; Milne-Edwards, 1840 — *Sphaeroma marginata*, Leuckart, 1847 — *Sphaeroma serratum*, White, 1847; Bate et Westwood, 1868; Stebbing, 1905; Tattersall, 1905 — *Sphaeroma siciliense*, Hansen, 1905 — *Sphaeroma serratum*, Stebbing, 1906; Gurney, 1907 — *Sphaeroma conglobator*, Stebbing, 1910 — *Sphaeroma quadridentatum*, Nierstrasz, 1917 — *Sphaeroma serratum*, Omer-Cooper, 1917; Monod, 1923; Seurat, 1924; Omer-Cooper, 1927; Torelli, 1930; Nierstrasz et Schuurmans Stekhoven, 1930; Monod, 1932; Omer-Cooper et Rawson, 1934.

I. *Caractères morphologiques spécifiques.*

Parmi les espèces de nos côtes, *S. serratum* (Fig. 1, A) est la plus grande, puisque la longueur moyenne des mâles pubères, légèrement supérieure à celle des femelles adultes, est d'environ 10 mm. Un dimorphisme sexuel très net, portant sur la sétosité des antennes, permet la détermination rapide des sexes.

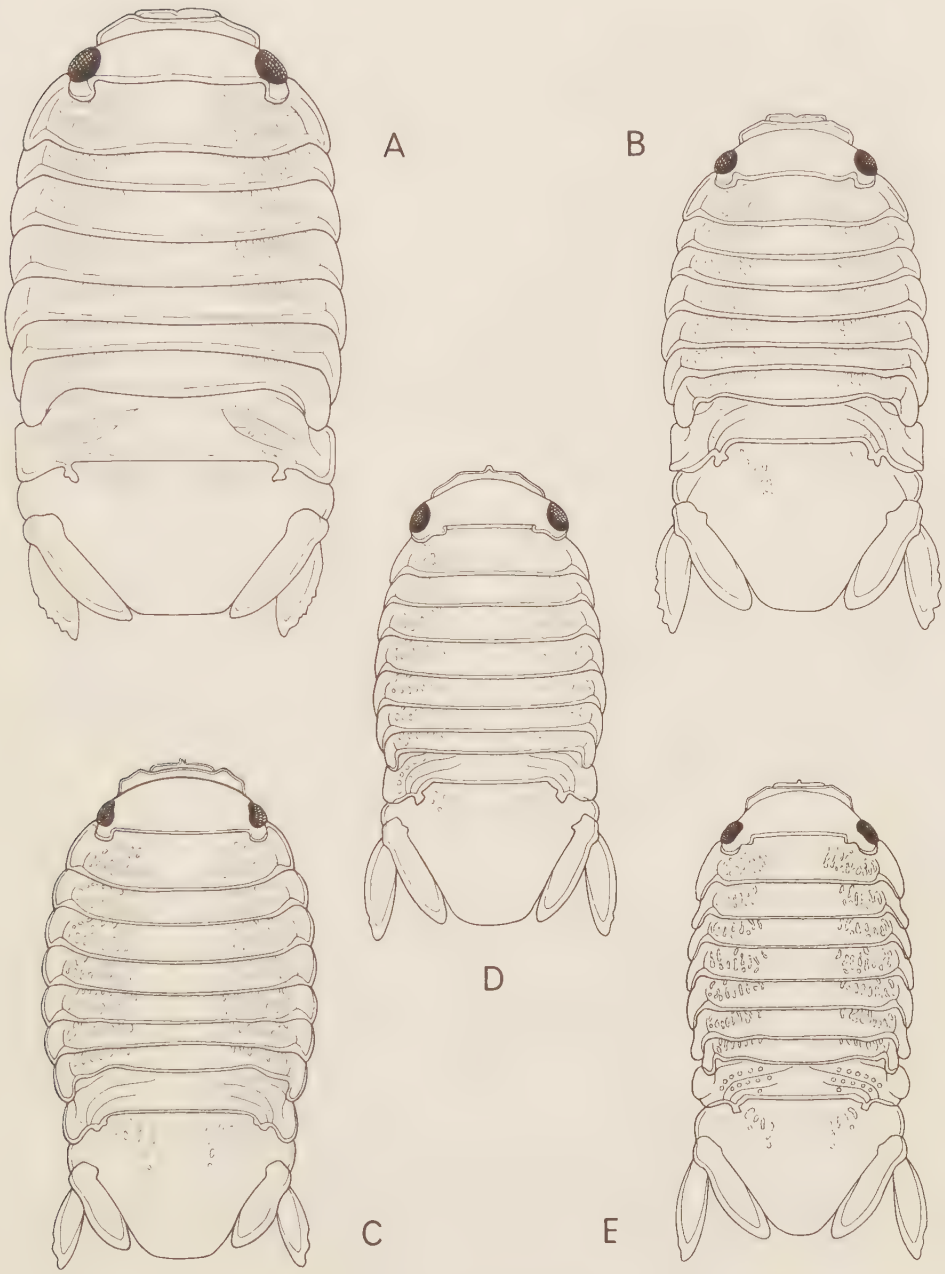
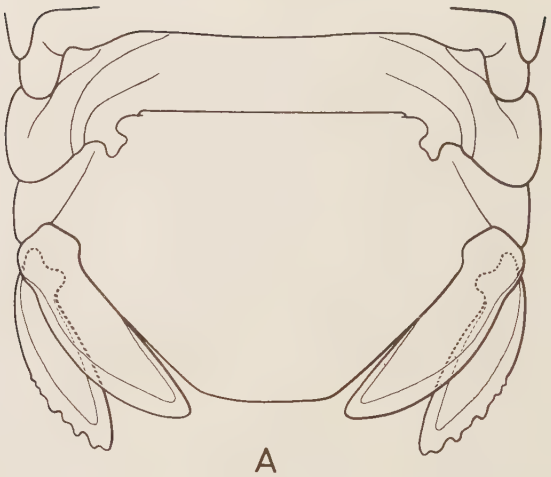
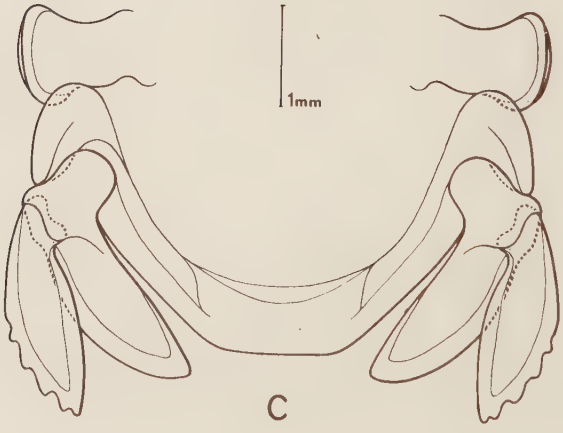


Fig. 1. — Vue d'ensemble, dorsale, des différentes espèces étudiées du genre *Sphaeroma*. A : *S. serratum;* B : *S. monodi;* C : *S. bocqueti;* D : *S. rugicauda;* E : *S. hookeri.*



A

B



C

1) *Pléotelson* (Fig. 2, A, B, C).

Chez les individus des deux sexes, la surface tergale du corps est lisse et le pléotelson (Fig. 2, A) ne porte pas de sculpture particulière : absence de carènes et de tubercules. Ce pléotelson qui présente sensiblement la même forme chez le mâle et la femelle et n'offre pas de dimorphisme sexuel apparent, est largement arrondi dans sa partie caudale. En vue latérale (Fig. 2, B), son contour apparaît régulièrement bombé depuis la région proximale jusqu'au bord distal, sans le moindre retroussement caudal. En vue sternale (Fig. 2, C), la partie pleine séparant la fosse pléopodiale du bord caudal est très courte et forme une bande rectangulaire transversale. Cette cavité délimite avec les bords latéraux du pléotelson deux volets marginaux subrectangulaires peu étendus.

2) *Uropodes* (Fig. 2, A, B, C).

Les rames des uropodes sont massives et dépassent nettement l'extrémité distale du pléotelson. L'exopodite présente 4 à 6 dents marginales, souvent très émoussées, et qui constituent alors une crénulation irrégulière.

3) *Antennes* (Fig. 3, A).

Les soies souples insérées en arc-de-cercle à l'extrémité distale interne des articles du fouet antennaire sont beaucoup plus nombreuses et plus développées chez le mâle que chez la femelle, et constituent le caractère sexuel secondaire le plus apparent. Chez le mâle, elles peuvent atteindre trois fois la longueur de l'article correspondant.

4) *Péréiopode I* (Fig. 3, B, C, D, F).

La première paire de pattes thoraciques et notamment la phanérotaxie de son propodite fournit des caractères essentiels pour la

---

Fig. 2. — *Sphaeroma serratum*. Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

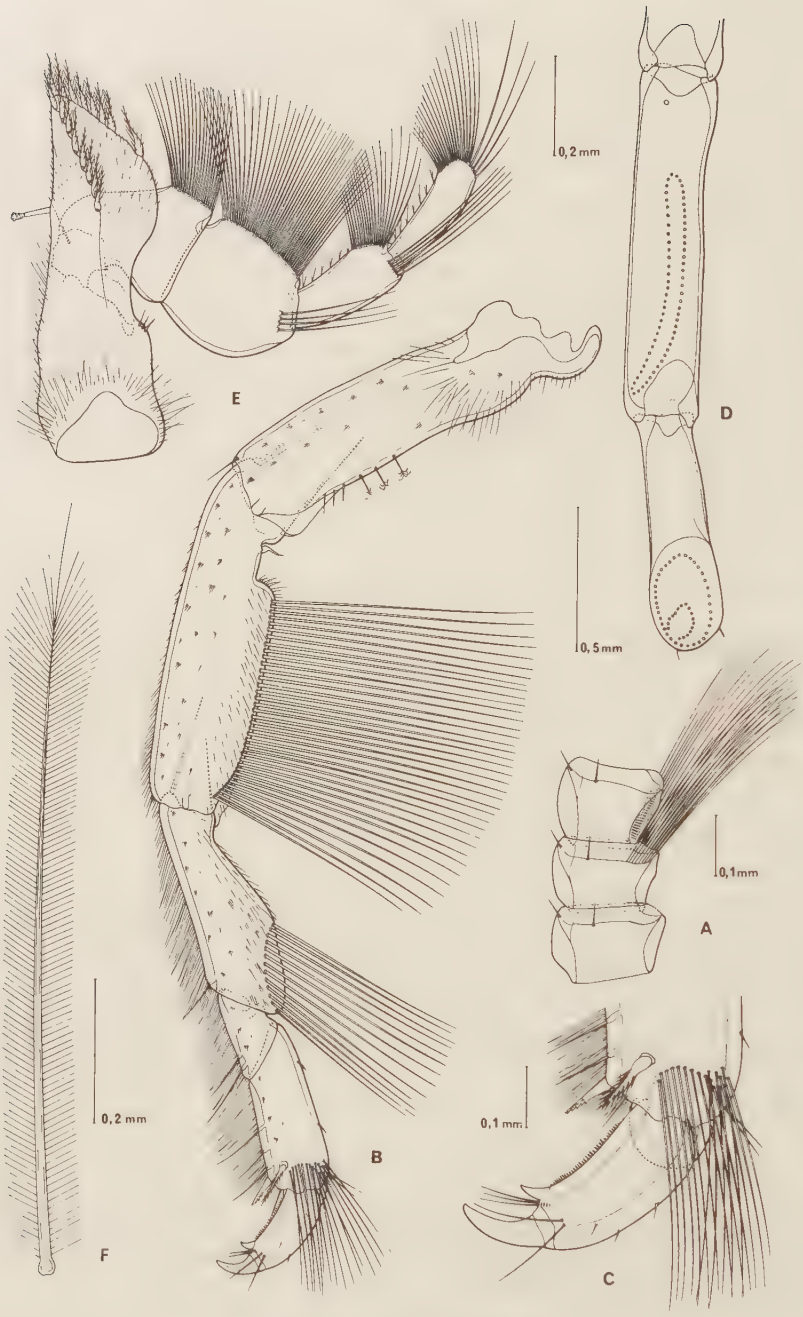


FIG. 3. — *Sphaeroma serratum.*
A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède; F : soie ornant l'ischiopodite et le méropodite des péréiopodes.

détermination des différentes espèces à l'intérieur du genre *Sphaeroma*. En dehors de la grosse phanère pectinée de l'angle sterno-distal et de l'épine rostrale voisine, le propodite de P I (Fig. 3, C) porte une rangée distale transversale formée de 15 à 20 longues soies, sur la face rostrale. Ces soies ainsi que les soies qui ornent le lobe du méropodite et la crête tergale de l'ischiopodite sont très longues, fortement et régulièrement barbelées sur toute leur longueur (Fig. 3, B, F). L'ischiopodite en porte une soixantaine, disposées sur deux rangs parallèles et bordant la crête tergale de l'article, et on en compte 50 à 60 pour le méropodite, insérées selon une double couronne autour de son lobe bien développé; la couronne externe en comprend une quarantaine et la couronne interne une vingtaine (Fig. 3, D) (*).

5) *Maxillipède* (Fig. 3, E).

Le palpe du maxillipède, très grand, est inséré à une faible distance de la base du sympodite. Les articles II-IV de ce palpe, non prolongés en lobes saillants du côté interne, présentent des touffes très importantes de longues soies barbelées. Les troisième et quatrième articles portent, en plus, à l'angle distal externe, 4 à 7 longues soies finement plumeuses dans leur partie distale.

II. *Caractères biologiques et préférences écologiques.*

Le développement post-embryonnaire de *S. serratum* est particulièrement long, puisque les jeunes ne donnent généralement de descendance qu'au cours de la seconde année, rarement au bout d'un an. N'ayant pas entrepris personnellement l'étude de ce développement, je rappellerai les résultats acquis par L. Potier en 1951.

En élevage, la durée d'intermue, qui est de 15 à 20 jours au début du développement, atteint rapidement 30 à 40 jours au cours des stades suivants. De leur sortie du marsupium à l'apparition des premiers caractères sexuels, les Sphéromes effectuent 6 mues, la seconde mue étant marquée par la formation de la septième paire de péréiopodes qui n'atteint sa taille normale qu'à la mue suivante.

* Pour tous les dessins de péréiopodes, afin d'en rendre la lecture plus facile, une rangée de soies seulement a été figurée pour l'ischiopodite, et, pour le méropodite, seule la partie rostrale de la couronne externe a été représentée.

Les populations de *S. serratum*, espèce marine localisée au niveau des hautes mers de morte-eau, s'établissent dans les endroits abrités du choc des vagues. Les populations les plus denses s'observent dans les fentes des rochers plus ou moins fissiles (Gneiss, Schistes, Grès, Granite) ou sous les blocs rocheux et les galets qui reposent sur un substrat de gravier ou de sable grossier, où les Sphéromes trouvent un abri contre la dessication et la lumière. *S. serratum* se réfugie aussi fréquemment dans les coquilles vides de Patelles ou de Murex.

C. — *Sphaeroma monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi, 1954

I. *Caractères morphologiques spécifiques.*

Sphaeroma monodi (Fig. 1, B) est une espèce de taille moyenne, plus petite que *S. serratum* avec laquelle, pourtant, elle a été longtemps confondue. Chez la femelle, la longueur du corps varie entre 4 mm et 8 mm pour des individus pubères. Les mâles, plus grands que les femelles, ont une longueur moyenne de 7 mm à 8 mm; leur longueur peut atteindre 11 mm à 12 mm pour des individus de grande taille. Le dimorphisme sexuel permet, sur des spécimens de taille moyenne ou grande, de différencier les mâles des femelles.

1) *Pléotelson* (Fig. 4, A, B, C).

Chez les individus des deux sexes, la surface du corps est relativement lisse et ne présente ni carène, ni tubercule sur le pléotelson (Fig. 4, A). Chez le mâle, ce pléotelson, plus long et plus aigu que chez la femelle, offre cependant une extrémité assez largement étalée, presque tronquée, sur son bord postérieur. En vue latérale (Fig.4, B) son contour apparaît comme légèrement convexe dans sa partie proximale, concave et retroussé dans sa partie distale. En vue sternale (Fig. 4, C), la partie pleine séparant la fosse pléopodiale du bord caudal s'étend en une grande surface semi-elliptique. Les volets délimités par cette cavité et les bords latéraux du pléotelson forment des bandes assez largement développées.

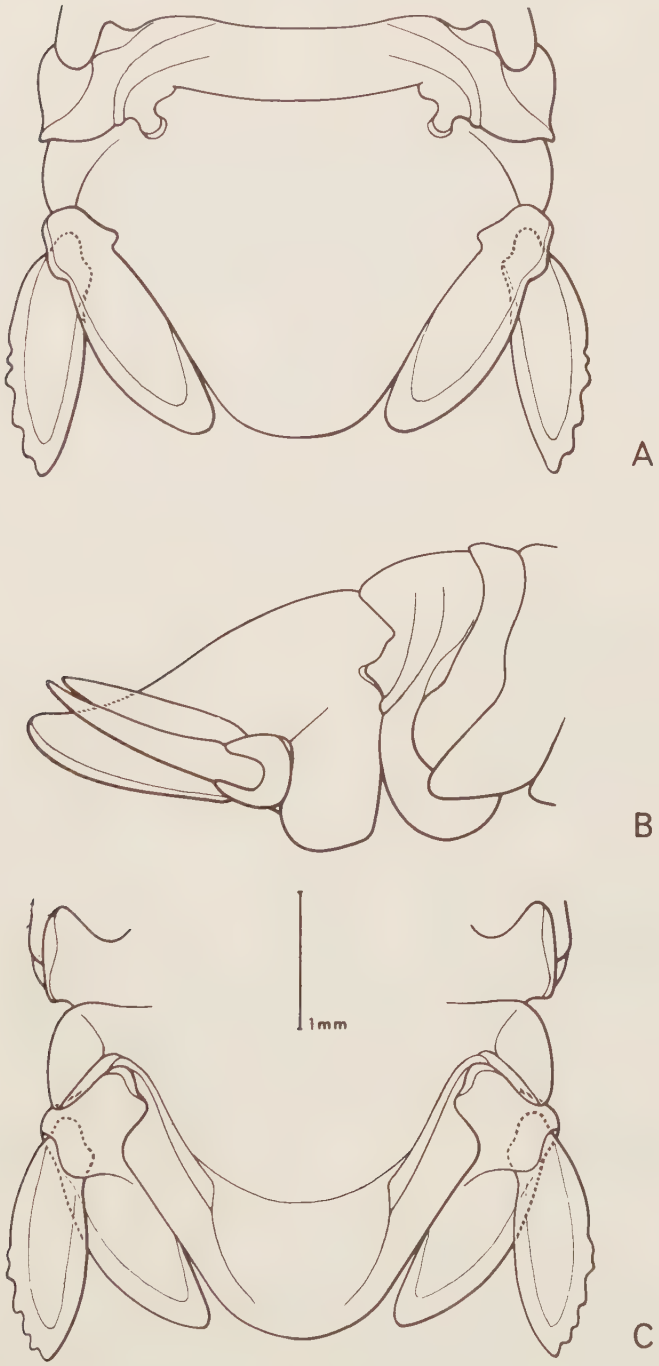


FIG. 4. — *Sphaeroma monodi.* Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

2) *Uropodes* (Fig. 4, A, B, C).

Les rames des uropodes sont massives et relativement courtes. L'endopodite atteint tout juste l'extrémité distale du pléotelson; l'exopodite, un peu plus développé, présente 6 à 7 dents marginales, classant ainsi *S. monodi* parmi les espèces à uropodes distinctement denticulés.

3) *Antennes* (Fig. 5, A).

Chez le mâle, les nombreuses soies souples qui garnissent les 8 à 10 premiers articles du fouet antennaire sont particulièrement bien développées et constituent un caractère sexuel secondaire suffisamment net pour l'identification rapide des sexes. Elles atteignent deux à trois fois la longueur de l'article correspondant qui en porte 20 à 25.

4) *Péréiopode I* (Fig. 5, B, C, D, F).

Comme chez tous les Sphéromes de nos côtes, le propodite du premier péréiopode présente une grosse phanère pectinée à l'angle sterno-distal, ainsi qu'une épine rostrale voisine. *S. monodi* possède en plus une rangée distale transversale de 4 à 8 longues soies subparallèles, sur la face rostrale. Les longues soies (Fig. 5, F) qui ornent l'ischiopodite et le lobe très développé du méropodite sont glabres dans leur moitié basale et finement plumeuses dans leur partie distale. L'ischiopodite en porte 60 à 70, insérées sur deux rangs parallèles, longeant le bord tergal dans la partie proximale et passant sur la face rostrale dans la partie distale; on en compte près d'une centaine sur le méropodite, disposées en spirale décrivant deux couronnes concentriques autour du lobe (Fig. 5, D).

5) *Maxillipède* (Fig. 5, E).

Les articles II-IV du palpe du maxillipède ont des lobes peu saillants, mais particulièrement étendus; les touffes de soies bien développées qui les ornent sont corrélativement très importantes. Les troisième et quatrième articles portent, en plus, respectivement 7 et 5 longues soies du même type, insérées à l'angle distal externe.

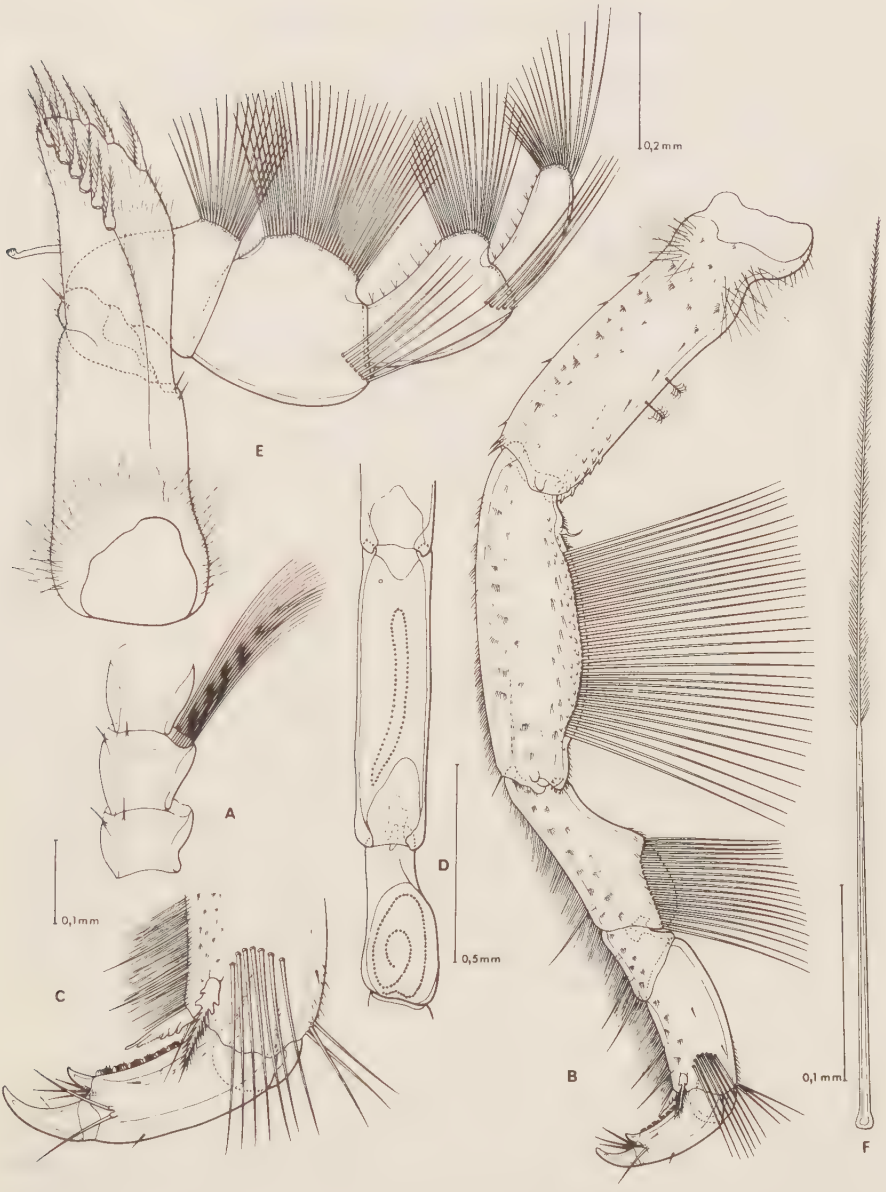


FIG. 5. — *Sphaeroma monodi.*

A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède; F : soie ornant l'ischiopodite et le méropodite des péréiopodes.

II. *Caractères biologiques et préférences écologiques.*

Dans les conditions d'élevage au Laboratoire, quelles que soient les précautions prises, *S. monodi* est la moins résistante des quatre espèces étudiées. Le taux de mortalité atteint généralement 20 % au cours du premier mois suivant une éclosion, délai qu'il est souvent nécessaire d'attendre pour effectuer le tri des portées.

L'étude du développement post-embryonnaire montre que les jeunes subissent leur première mue au bout de 8 à 9 jours après leur sortie du marsupium, les mues suivantes se succédant tous les 10 à 12 jours. A partir de la cinquième mue, le temps d'intermue passe rapidement à une vingtaine de jours, pour atteindre 30 à 35 jours dès l'apparition des caractères sexuels et continuer à s'allonger ensuite progressivement au cours des stades suivants.

1) *Caractères sexuels mâles.*

L'apparition des apophyses génitales se fait généralement au stade VI, parfois seulement au stade VII, sous l'aspect de très petits bourgeons qui s'allongent au cours des trois mues suivantes. Puis, aux stades IX ou X, se différencient, à partir de la face interne de l'expodite des pléopodes II, les stylets copulateurs qui ne prennent leur aspect fonctionnel qu'au deuxième stade suivant. Simultanément, de nombreuses et longues soies fines se développent sur la face interne du méropodite, du carpopodite et du propodite. Au Laboratoire, les mâles qui ont acquis leurs sabres copulateurs ne subissent qu'exceptionnellement une ou deux mues suivantes.

2) *Caractères sexuels femelles.*

Les orifices génitaux femelles se percent le plus souvent au stade IV, parfois seulement au stade V. Les oostégites deviennent visibles généralement au stade VIII, sous la forme de très petits bourgeons à la base des premières paires de péréiopodes ; ces oostégites s'allongent sensiblement au stade suivant et se développent en marsupium le plus souvent au stade X. Dès lors, au cours des deux ou trois mues suivantes, il y a une alternance de stades à marsupium et de

stades à oostégites réduits. La durée d'intermue est alors d'environ 60 jours.

S. monodi qui est une espèce franchement marine ayant, en gros, les mêmes exigences écologiques que *S. serratum*, est cependant localisé à un niveau intercotidal légèrement inférieur à celui de *S. serratum*, bien qu'il soit pourtant possible de rencontrer des populations mixtes. Les Sphéromes s'abritent essentiellement sous les blocs et les galets, dans les anfractuosités des rochers, dans les tubes de blocs d'Hermelles (Pirou et Carolles, côte occidentale du Cotentin), dans les coquilles vides de Littorines (Ambleteuse, côte du Boulonnais) ou même dans le sable (Roscoff, côte du Finistère). Rappelons que les premiers *S. monodi* ont été trouvés à Roscoff dans des prises de sable intercotidal où les jeunes Sphéromes sont fréquents.

D. — *Sphaeroma bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez, 1960

I. *Caractères morphologiques spécifiques.*

Sphaeroma bocqueti (Fig. 1, C) est un Sphérome de taille moyenne qui ne dépasse guère 6 mm à 7 mm pour les mâles (longueur maximum observée : 7,7 mm) et 4 mm à 5 mm pour les femelles. Le dimorphisme sexuel permet facilement, sur des animaux matures, de différencier les mâles des femelles; il porte essentiellement sur la forme du pléotelson, plus long et plus aigu chez le mâle.

1) *Pléotelson* (Fig. 6, A, B, C).

La surface du corps est lisse chez les individus des deux sexes et le pléotelson (Fig. 6, A) dont l'extrémité distale est nettement trapézoïdale, ne présente ni carène ni tubercule. En vue latérale (Fig. 6, B), son contour apparaît régulièrement convexe dans sa partie proximale, concave et assez relevé dans sa partie distale. Ses bords latéraux ainsi que l'ensemble des plaques coxales des différents métamères thoraciques et abdominaux présentent un retroussement dorso-ventral assez accusé, ce qui confère aux individus une forme un peu globuleuse.

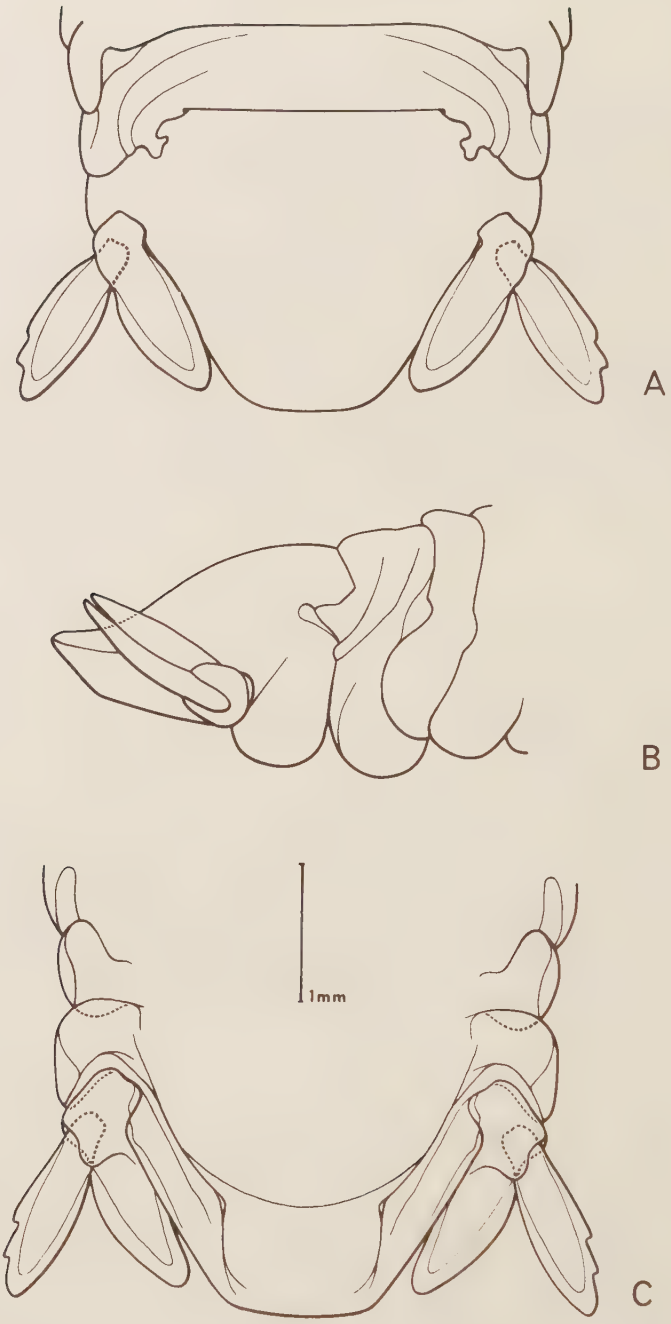


Fig. 6. — *Sphaeroma bocqueti*. Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

En vue sternale (Fig. 6, C), la partie caudale, en arrière de la chambre pléopodiale, forme une large bande rectangulaire. Cette cavité délimite avec les bords latéraux du pléotelson deux volets marginaux particulièrement bien développés.

2) *Uropodes* (Fig. 6, A, B, C).

Les rames des uropodes sont courtes et n'atteignent pas l'extrémité distale du pléotelson; l'exopodite est tridenté chez le mâle et présente une faible crénulation irrégulière chez la femelle.

3) *Antennes* (Fig. 7, A).

Les soies, au nombre d'une vingtaine, qui ornent les articles du fouet antennaire sont moyennement développées; elles n'atteignent ou ne dépassent que légèrement la longueur de l'article correspondant.

4) *Péréiopode I* (Fig. 7, B, C, D).

En dehors des deux grosses phanères de l'angle sterno-distal, le propodite de P I (Fig. 7, C) comprend une rangée distale transversale formée de deux soies. L'ischiopodite est orné de 50 à 60 longues soies du même type que chez *S. monodi* et disposées, comme chez ce dernier, sur deux rangs parallèles. Le lobe du méropodite, moins développé que chez *S. monodi*, porte, corrélativement, des soies moins nombreuses. Ces soies, semblables à celles des *monodi* et pareillement insérées en spirale à deux tours de spire, sont au nombre d'une vingtaine pour le tour interne et d'une quarantaine pour le tour externe (Fig. 7, D).

5) *Maxillipède* (Fig. 7, E).

Les lobes du bord interne des articles II-IV du maxillipède, bien développés, sont fortement saillants et portent de nombreuses et longues soies glabres. Les troisième et quatrième articles présentent chacun, à l'angle distal externe, deux ou trois longues soies légèrement incurvées.

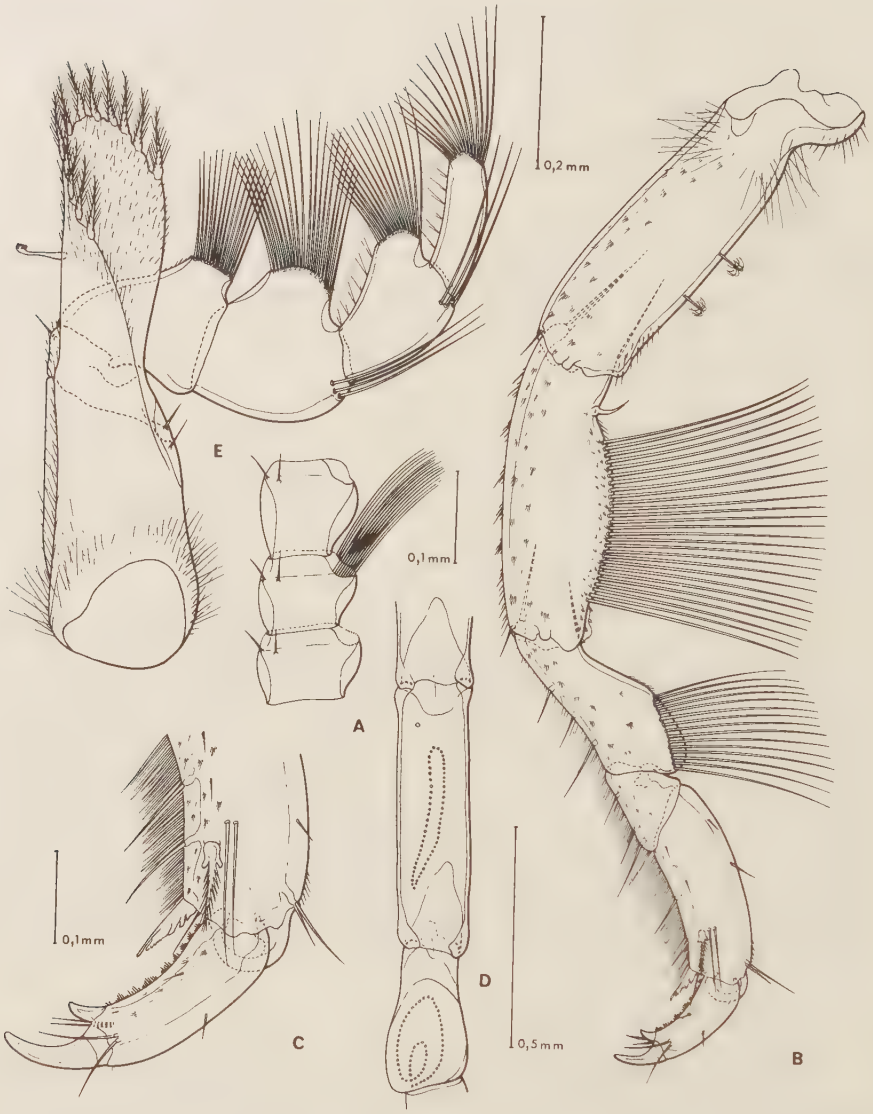


FIG. 7. — *Sphaeroma bocqueti.*
A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

II. *Caractères biologiques et préférences écologiques.*

Au Laboratoire, dans les conditions d'élevage standard, les *S. bocqueti* sont assez résistants, puisque le taux de mortalité au cours des premiers stades, jusqu'à la détermination des différents phénotypes dans les descendances, qui ne peut généralement s'effectuer qu'au bout de quelques semaines, est inférieur à 10 %.

Les jeunes subissent leur première mue au bout de 8 à 10 jours après leur naissance; puis, la durée de l'intermue s'allonge progressivement au cours des différents stades, passant de 10 à 15 jours, pour atteindre une trentaine de jours à l'apparition des caractères sexuels. Dès lors, cette durée d'intermue ne s'allonge que très peu jusqu'à la mort des individus.

1) *Caractères sexuels mâles.*

Les apophyses génitales qui apparaissent au stade VI, parfois seulement au stade VII, grandissent au cours des deux mues suivantes. Au stade IX, les sabres copulateurs bourgeonnent à l'angle distal interne de l'exopodite du pléopode II; ils acquièrent leur aspect définitif au premier ou au deuxième stade suivant. La face interne du méropodite, du carpopodite et du propodite est alors pourvue d'un chevelu de fines soies assez important.

2) *Caractères sexuels femelles.*

Les orifices génitaux femelles se percent au stade V. Les très petits bourgeons des oostégites font leur apparition le plus souvent au stade VII, parfois au stade VIII; ces bourgeons s'allongent au stade suivant et se transforment en marsupium au stade IX. La durée d'intermue entre les stades à marsupium et à oostégites réduits est alors de 30 à 40 jours.

S. bocqueti est une espèce purement marine qui habite les plages abritées des vagues du large, sous les pierres et dans les anfractuosités des rochers. Il se localise légèrement au-dessous du niveau supérieur des marées de morte-eau.

E. — *Sphaeroma rugicauda* Leach, 1814

Oniscus conglobator, Pallas, 1766 — *Oniscus globator*, Pallas, 1772 — *Oniscus assimilis*, Fabricius, 1787 — *Sphaeroma cinerea*, Bosc, 1801; Latreille, 1804 — *Sphaeroma rugicauda*, Leach, 1814 — *Sphaeroma globator*, Guérin-Méneville, 1840 — *Sphaeroma marginata*, Leuckart, 1847 — *Sphaeroma rugicauda*, White, 1847 — *Sphaeroma balticum*, Schiodte, 1866 — *Sphaeroma rugicauda*, Bate et Westwood, 1868 — *Sphaeroma rugicaudata*, Bate, 1878 — *Sphaeroma rugicauda*, Meinert, 1880; Norman, 1894; Stebbing, 1905; Gurney, 1907; Hansen, 1910; Dahl, 1916 — *Exosphaeroma rugicauda*, Tattersall, 1916 — *Sphaeroma rugicauda*, Nierstrasz, 1917; Omer-Cooper, 1917; Monod, 1923; Giltay, 1927; Stephensen, 1929 — *Exosphaeroma rugicauda*, Tattersall, 1930 — *Sphaeroma rugicauda*, Wahrberg, 1930; Monod, 1932; Omer-Cooper et Rawson, 1934.

I. *Caractères morphologiques spécifiques.*

Les mâles de *S. rugicauda* (Fig. 1, D) ont une longueur moyenne de 7 mm à 8 mm; la longueur maximum trouvée pour un individu d'un échantillon de 210 mâles, récoltés à Courseulles, était de 9,9 mm. Les femelles sont plus petites, plus bombées et plus globuleuses. Le caractère sexuel secondaire le plus net réside dans la configuration du pléotelson.

1) *Pléotelson* (Fig. 8, A, B, C).

Le pléotelson des *rugicauda* (Fig. 8, A) est recouvert, d'ailleurs comme le reste du corps, de petites granulations qui lui confèrent un aspect rugueux. Son extrémité caudale est largement arrondie. En vue latérale (Fig. 8, B), le pléotelson des mâles apparaît relativement aplati dans sa région antérieure et présente un retroussement assez prononcé dans sa partie distale, cependant qu'il est régulièrement convexe et bombé chez la femelle. En vue sternale (Fig. 8, C), l'espace libre entre le bord caudal et la cavité pléopodiale s'étale en une large bande sub-rectangulaire. Les volets marginaux inférieurs ont leurs côtés sub-parallèles et dessinent deux bandes rectangulaires moyennement développées et finement granuleuses.

2) *Uropodes* (Fig. 8, A, B, C).

Les rames des uropodes sont plus grêles et moins massives que celles de *S. monodi* et de *S. bocqueti*. L'endopodite, moyennement dé-

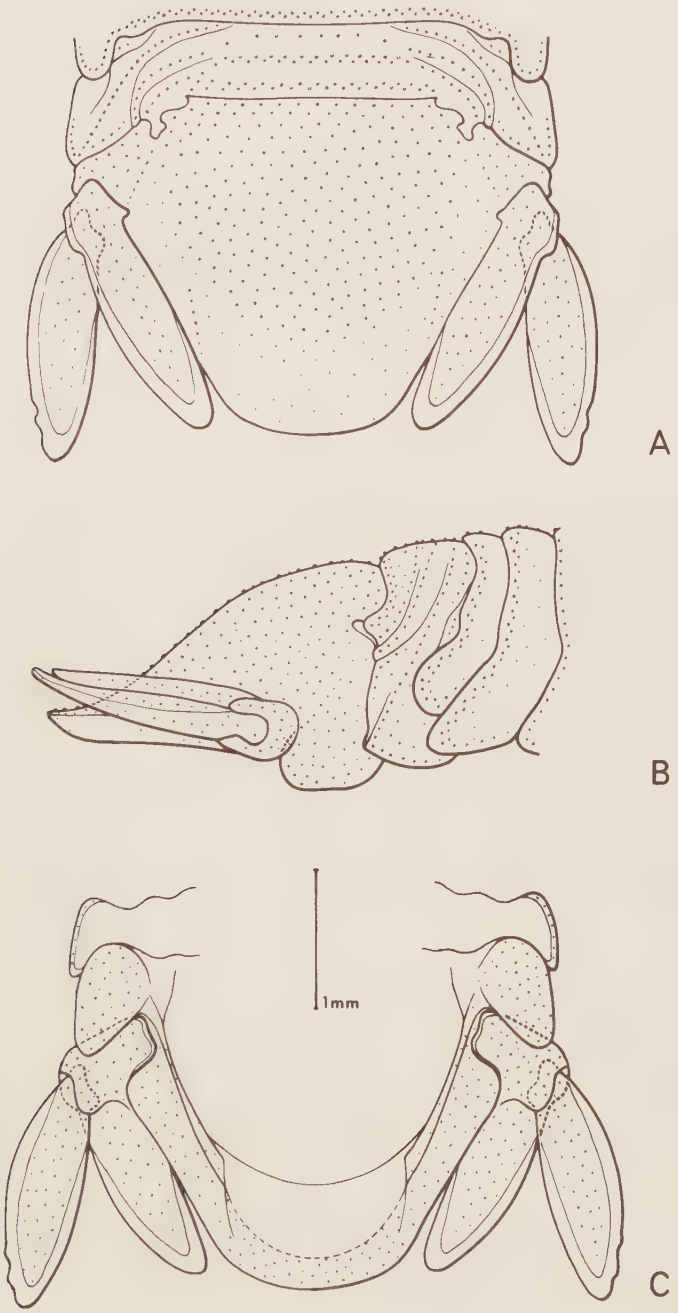


FIG. 8. — *Sphaeroma rugicauda*. Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

veloppé, ne dépasse pas l'extrémité distale du pléotelson. L'exopodite, légèrement plus long, présente 3 dents fort émoussées plus ou moins nettes, sur son bord externe.

3) *Antennes* (Fig. 9, A).

Les soies des articles du fouet antennaire sont nettement moins développées que chez *S. monodi;* elles sont au nombre d'une vingtaine et leur longueur est d'environ une fois et demie à deux fois celle de l'article correspondant.

4) *Péréiopode I* (Fig. 9, B, C, D).

Au voisinage des deux grosses phanères pectinées de son angle sternodistal, le propodite de P I (Fig. 9, C) possède une rangée distale transversale de quelques soies; Monod signale la présence de 3 soies, mais je n'en ai jamais observé que 2 sur les *rugicauda* du Cotentin et de la région de Roscoff. La sétosité des méropodites et des ischiopodites des péréiopodes antérieurs (Fig. 9, B, D) est moins importante que chez les formes précédemment décrites. L'ischiopodite de P I porte 30 à 35 soies dont les bases s'alignent régulièrement sur deux rangées obliques sur la face interne de la partie moyenne de l'article. On en compte une quarantaine pour le méropodite : la couronne interne est réduite à 7 ou 8 soies, cependant que la couronne externe qui circonscrit le lobe moyennement développé de l'article en comprend une trentaine.

5) *Maxillipède* (Fig. 9, E).

Les articles II-IV du palpe du maxillipède se prolongent, sur leur bord interne, en lobes relativement saillants, mais d'étendue moyenne. Corrélativement, les soies qui les ornent forment des touffes réduites par rapport à celles de *S. bocqueti* et surtout par rapport à celles de *S. monodi;* elles sont, par ailleurs, également moins longues. Le troisième et le quatrième article portent, en plus, à l'angle distal externe, 2 à 4 longues soies du même type.

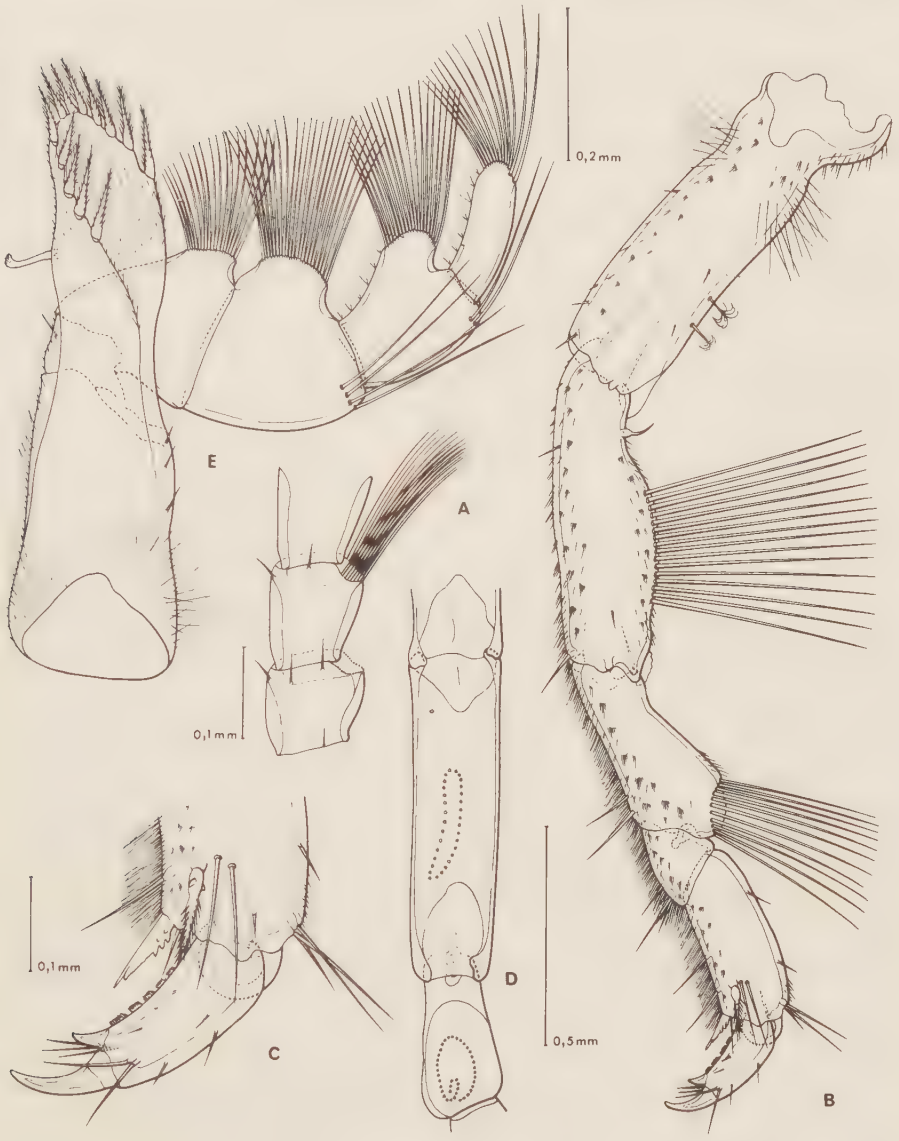


FIG. 9. — *Sphaeroma rugicauda.*

A : ornementation des articles du fouet antenaire; B : périopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

II. *Caractères biologiques et préférences écologiques.*

Dans les conditions d'élevage, au Laboratoire (eau de mer de salinité normale), très différentes des conditions naturelles (milieux saumâtres), le taux de mortalité de *S. rugicauda,* sans être excessif, est assez important, puisqu'il atteint souvent 15 % au cours du premier mois d'élevage. Les jeunes subissent leur première mue au bout d'une quinzaine de jours après leur sortie du marsupium. La durée d'intermue, très variable selon les stades et les individus, s'établit autour de 20 à 30 jours. La croissance est lente et les individus ne sont capables de se reproduire qu'à l'âge de 5 à 6 mois.

1) *Caractères sexuels mâles.*

Les apophyses génitales font leur apparition au stade IV. Les stylets copulateurs ne se manifestent qu'au stade VII ou au stade VIII; ils ne sont pleinement différenciés et ne deviennent fonctionnels qu'au stade X en général. Le chevelu de fines soies des différents articles des premières péréiopodes est alors bien développé.

2) *Caractères sexuels femelles.*

Les orifices génitaux femelles sont individualisés au stade IV. Les oostégites, de très petite taille, se réalisent au stade VI; ils s'allongent au stade suivant et se transforment en marsupium au stade VIII.

S. rugicauda est une espèce d'eaux saumâtres qui habite les lagunes, les étangs littoraux et les estuaires vaseux. La population de Courseulles est extrêmement dense. Les individus vivent en mélange avec *Corophium volutator* Pallas et *Palaemonetes varians* Leach, sur un fond vaseux, parmi des débris de végétaux, d'herbes aquatiques et d'algues marines. Dans ce milieu, la salinité subit de grosses variations. En effet, ce fossé d'écoulement est tour à tour asséché par évaporation et par infiltration, ou rempli d'eau, au moment de fortes pluies et aux moyennes et grandes marées. Quand il est sec, les Sphéromes s'enfoncent plus ou moins profondément dans le fond vaseux, et ils remontent quand l'eau fait son apparition. Il est alors possible de récolter plusieurs milliers d'individus, très rapidement, en raclant la surface de la vase avec un filet à mailles fines.

West signale le même état de choses pour les Sphéromes des estuaires marécageux de Grande-Bretagne : « Between high spring tides the isopods retreat into the pools and among the grass roots. Severe drought forces them into the mud where they remain until the next tide high enough to cover the habitat, or until the next heavy rain ».

F. — *Sphaeroma hookeri* Leach, 1814

Oniscus conglobator, Pallas, 1766 — *Sphaeroma hookeri*, Leach, 1814, Milne-Edwards, 1840; White, 1847 — *Sphaeroma fossarum*, Von Martens, 1857 — *Sphaeroma hookeri*, White, 1857; Bate et Westwood, 1868 — *Sphaeroma bolivarii*, de Buen, 1887 — *Sphaeroma hookeri*, Dollfus, 1888 — *Sphaeroma bolivarii*, Bolivar, 1893 — *Sphaeroma hookeri*, Stebbing, 1893, 1905; Monod, 1923 — *Sphaeroma rissoi*, Seurat, 1924 — *Sphaeroma hookeri*, Nierstrasz, 1930 — *Exosphaeroma sp.* Omer-Cooper, 1930 — *Sphaeroma fossarum*, Torelli, 1930 — *Sphaeroma hookeri*, Monod, 1932; Omer-Cooper et Rawson, 1934.

Des comparaisons effectuées sur des *S. hookeri* provenant du Canal de Caen à la Mer, d'une part, et des étangs du Roussillon, d'autre part, m'ont prouvé que des caractéristiques morphologiques propres existaient entre les populations de l'espèce habitant respectivement les côtes d'Europe Occidentale et celles de la Méditerranée. Ces différences qui sont constantes pour chacun des deux groupes de populations étudiés possèdent donc une valeur systématique certaine, et m'ont permis de définir les deux sous-espèces *S. hookeri hookeri* et *S. hookeri mediterranea*. Ces deux sous-espèces, étudiées en détail dans le chapitre III, offrent en commun, cependant, toutes les caractéristiques fondamentales de l'espèce *S. hookeri*.

I. *Caractères morphologiques spécifiques.*

S. hookeri est une espèce de taille moyenne (Fig. 1, E). Un échantillon de population de *h. hookeri* prélevé à Bénouville renfermait des spécimens mâles dont la taille était comprise entre 5 mm et 9,3 mm. Les femelles sont plus petites en raison notamment du développement plus accentué du pléotelson chez les mâles qui constitue d'ailleurs un caractère sexuel secondaire très accusé.

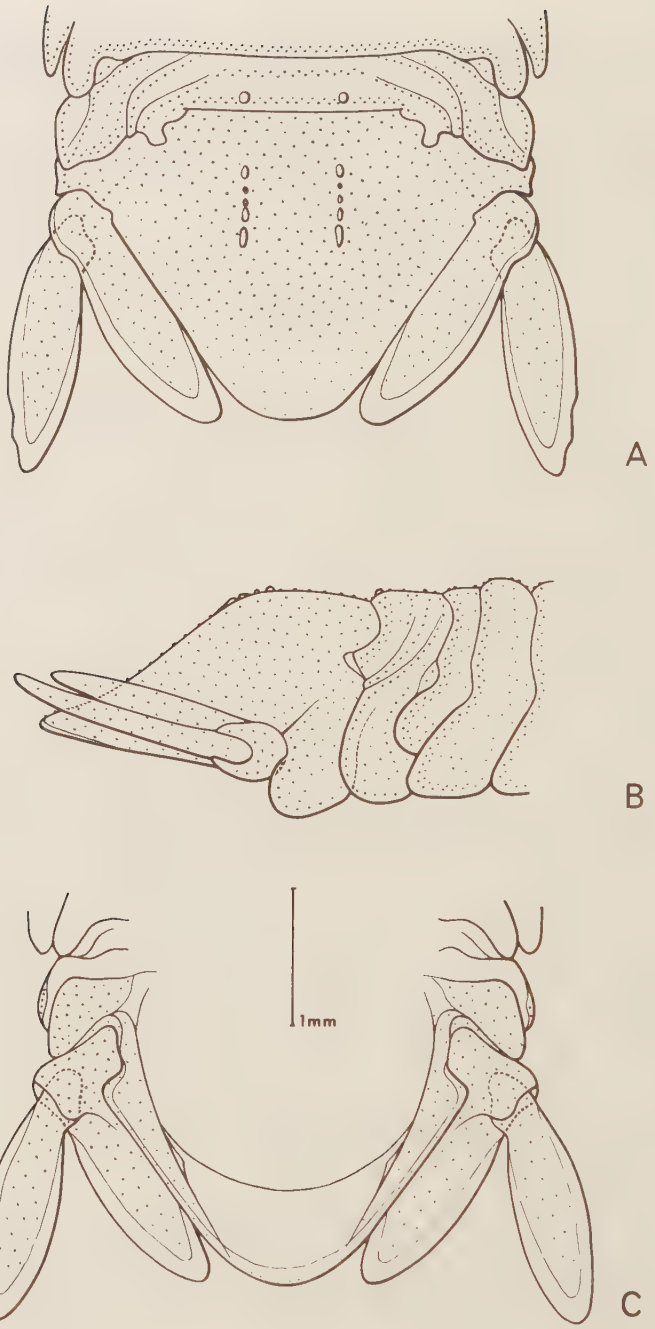


Fig. 10. — *Sphaeroma hookeri hookeri.* Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

1) *Pléotelson* (Fig. 10, A, B, C).

Dans les deux sexes, le pléotelson (Fig. 10, A) est orné de deux carènes tergales parallèles et sub-médianes, plus ou moins développées, ou de deux rangées de tubercules alignés. Le bloc des segments abdominaux antérieurs porte également deux petits tubercules dans l'alignement des carènes. L'ensemble du corps est recouvert de granulations analogues à celles rencontrées chez *S. rugicauda*. Le pléotelson est allongé et, en raison de l'obliquité de ses bords latéraux, son extrémité caudale, dont le bord distal est arrondi, est assez étroite. En vue latérale (Fig. 10, B), il apparaît bombé dans sa partie antérieure, au niveau des carènes, peu concave et sub-rectiligne dans sa région postérieure; il ne présente pas de retroussement aussi prononcé que celui de *S. rugicauda*. En vue sternale (Fig. 10, C), la partie caudale, en arrière de la cavité pléopodiale, prend une forme semi-elliptique. Les volets marginaux délimités par cette chambre et les côtés inférieurs du pléotelson sont nettement triangulaires et présentent un angle distal très aigu.

2) *Uropodes* (Fig. 10, A, B, C).

Les rames des uropodes sont bien développées et dépassent l'extrémité distale du pléotelson. Elles sont effilées et lisses et ne présentent pas de dents nettes ni de crénulation très apparente.

3) *Antennes* (Fig. 11, A).

Les soies des articles du fouet antennaire, à peine plus développées chez le mâle que chez la femelle, sont courtes et relativement peu nombreuses; les plus grandes n'atteignent pas le double de la longueur de l'article correspondant.

4) *Péréiopode I* (Fig. 11, B, C, D).

Comme chez les autres espèces, nous retrouvons les deux grosses phanères principales sur le propodite de P I, mais la rangée distale transversale de soies sur la face rostrale de l'article fait totalement défaut (Fig. 11, C). Les soies qui ornent l'ischiopodite et le lobe du méropodite sont analogues à celles des espèces voisines; elles sont,

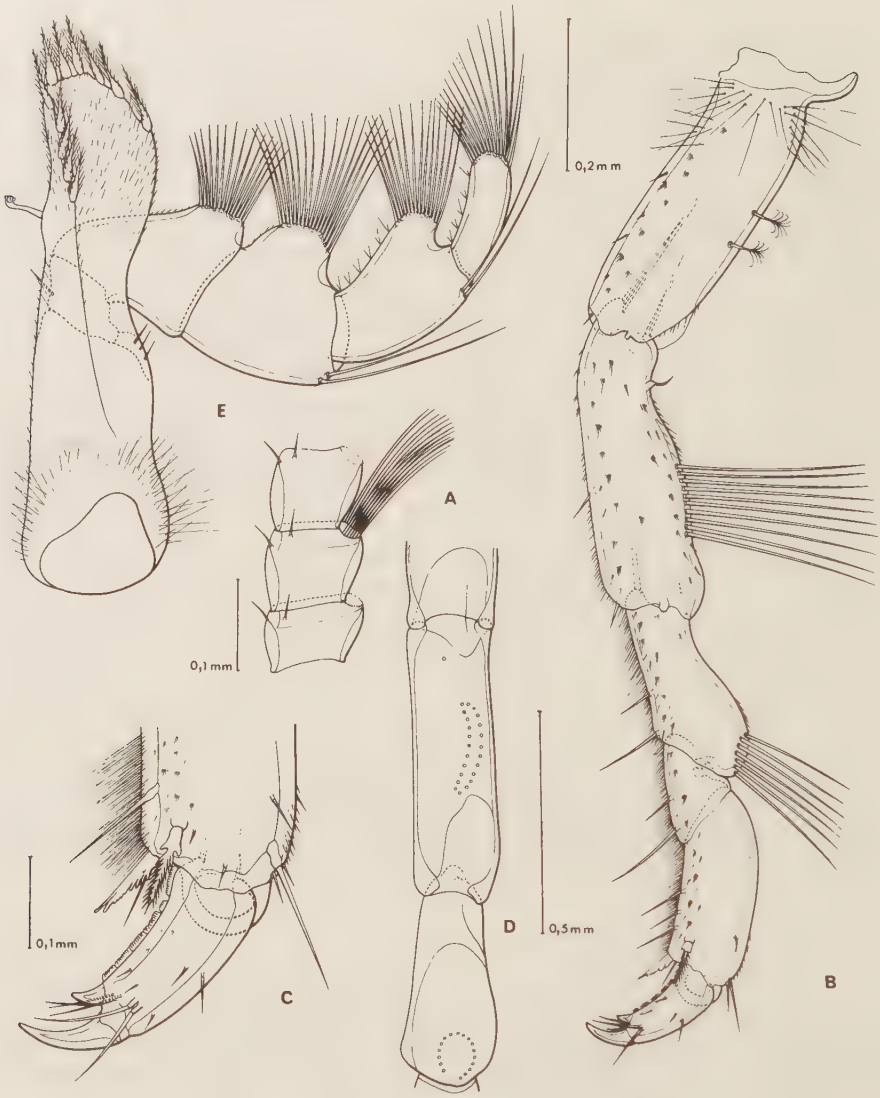


FIG. 11. — *Sphaeroma hookeri hookeri.*
A : ornementation des articles du fouet antenaire; B : périopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

cependant, légèrement plus courtes et relativement moins nombreuses (Fig. 11, B. D).

5) *Maxillipède* (Fig. 11, E).

Le bord interne des articles II-IV du palpe du maxillipède pré-

sentent des lobes saillants et peu développés. Les soies qui les garnissent forment des touffes moins importantes en longueur et surtout en densité que dans les autres formes. Le troisième et le quatrième article portent, chacun, 1 à 2 longues soies insérées à l'angle distal externe.

II. *Caractères biologiques et préférences écologiques.*

Seule l'étude de la sous-espèce *hookeri* a été suivie au Laboratoire, et les caractères biologiques mentionnés se rapportent à cette forme.

Dans les conditions d'élevage standard, les *S. hookeri* sont les plus résistants des quatre espèces étudiées, et le taux de mortalité ne dépasse pas 5 % à 6 % au cours des premières semaines. Les jeunes subissent leur première mue au bout de 7 à 8 jours après leur naissance. Jusqu'à l'apparition des caractères sexuels, la croissance est rapide et les mues se succèdent tous les 10 à 15 jours. Puis la durée d'intermue s'allonge progressivement pour atteindre une trentaine de jours. Les mâles aptes à se reproduire ne subissent plus qu'une ou deux mues jusqu'à leur mort.

1) *Caractères sexuels mâles.*

Les apophyses génitales apparaissent généralement au stade V et se développent au cours des deux mues suivantes. Au stade VI, commencent à s'individualiser les stylets copulateurs des pléopodes II; ils s'allongent au cours des stades suivants et le sabre n'est pleinement différencié qu'au stade IX.

2) *Caractères sexuels femelles.*

Chez les femelles, les orifices génitaux sont souvent repérables dès le stade IV, parfois seulement au stade V. Les oostégites, de très petite taille, apparaissent au deuxième stade suivant cette percée, donc au stade VI ou VII; un marsupium se développe généralement au stade IX. Le temps d'intermue marquant l'alternance des stades à marsupium et des stades à oostégites réduits est de 30 à 40 jours.

Comme *S. rugicauda, S. hookeri* est une espèce inféodée aux mi-

lieux saumâtres. Les individus se cantonnent essentiellement sous les pierres et les galets de bordure, mais ils peuvent aussi, selon les stations, vivre accrochés aux plantes aquatiques. Cette espèce peut subir de grandes fluctuations de salinité sans le moindre préjudice. Tous les individus ont été élevés dans de l'eau de mer normale, qu'ils viennent du Canal de Caen à la Mer où la salinité varie de 7 $^0/_{00}$ en été à 4,4 $^0/_{00}$ en hiver (Hamelin, 1956), de Copenhague où la salinité est de 10 $^0/_{00}$ à 12 $^0/_{00}$, ou des étangs du Roussillon où la salinité, également très variable et très basse, est de 3,2 $^0/_{00}$ à 6,6 $^0/_{00}$ de NaCl (Petit et Schachter, 1961).

G. — Résumé des principales différences entre les espèces étudiées de *Sphaeroma*

I. *Différences morphologiques.*

Si l'ornementation du premier péréiopode et notamment la phanérotaxie de son propodite fournit des caractères décisifs pour la détermination des différentes espèces, d'autres particularités morphologiques (forme et ornementation du pléotelson, lobes du maxillipède, soies antennaires, exopodite des uropodes) offrent également, du point de vue taxonomique, une importance particulière, et seront réunies en une courte clef dichotomique permettant une détermination rapide et sûre.

Clef de détermination :

1. — Bord externe de l'exopodite des uropodes distinctement denticulé. Surface tergale du pléotelson lisse, sans ornementation en relief.

a) Exopodite des uropodes à 5 ou 6 dents souvent fortement émoussées; rangée distale transversale de soies du propodite de P I comprenant 15 à 20 longues soies barbelées; sétosité du méropodite et de l'ischiopodite très importante; soies très longues, fortement et régulièrement barbelées sur toute leur longueur; soies antennaires très nombreuses et très longues; lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède à peine saillants, mais très étendus; bord postérieur du pléotelson largement arrondi; contour tergal, en vue latérale, régulièrement bombé jusqu'à la partie distale; en vue sternale, partie pleine séparant la fosse pléopodiale du bord caudal, très courte et formant une bande transversale.

Sphaeroma serratum.

b) Exopodite des uropodes à 6 ou 7 dents marginales; rangée distale transversale de soies du propodite de P I comportant 4 à 8 soies non barbelées; sétosité du méropodite et de l'ischiopodite très importante; soies finement plumeuses dans leur partie distale seulement; soies antennaires nombreuses et très longues; lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède peu saillants, mais très étendus; bord postérieur du pléotelson largement étalé, sub-tronqué; contour tergal, en vue latérale, convexe dans sa partie antérieure, retroussé dans sa partie distale; en vue sternale, partie pleine séparant la fosse pléopodiale du bord caudal, large et semi-elliptique.

Sphaeroma monodi.

c) Exopodite des uropodes à 3 dents marginales (au moins chez le mâle); rangée distale transversale de soies de propodite de P I formée de 2 soies non barbelées; sétosité du méropodite et de l'ischiopodite assez développée; soies très finement plumeuses dans leur partie distale; soies antennaires courtes; lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède fortement saillants, moyennement étendus; bord postérieur du pléotelson large, nettement trapézoïdal; contour tergal, en vue latérale, convexo-concave et relevé; en vue stermale, partie pleine entre la fosse pléopodiale et le bord caudal, haute et rectangulaire.

Sphaeroma bocqueti.

2. — Bord externe de l'exopodite des uropodes lisse, examiné à l'œil nu. Surface tergale du pléotelson présentant une ornementation en relief.

a) Surface tergale du pléotelson granuleuse, sans carènes; rangée distale transversale de soies de propodite de P I formée de deux soies non barbelées; sétosité du méropodite et de l'ischiopodite moyennement développée; soies très finement plumeuses dans leur partie distale; soies antennaires assez courtes; lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède assez saillants, relativement étendus; bord postérieur du pléotelson largement arrondi; contour tergal, en vue latérale, peu convexe antérieurement, nettement retroussé dans sa partie distale; en vue sternale, partie pleine séparant la fosse pléopodiale du bord caudal, large et rectangulaire.

Sphaeroma rugicauda.

b) Surface tergale du pléotelson granuleuse, présentant 2 carènes sub-médianes plus ou moins nettes; rangée distale transversale de soies du propodite de P I nulle; sétosité du méropodite et de l'ischiopodite peu développée; soies très finement plumeuses dans leur partie distale; soies antennaires courtes, peu nombreuses; lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède saillants, peu étendus; bord postérieur du pléotelson aigu; contour tergal, en vue latérale, convexe dans sa partie antérieure, sub-rectiligne dans sa région distale; en vue sternale, partie pleine entre la fosse pléopodiale et le bord caudal, de forme ogivale.

Sphaeroma hookeri hookeri.
Sphaeroma hookeri mediterranea.

II. *Différences biologiques et écologiques.*

Les espèces d'eau saumâtre se caractérisent par un développement sexuel plus précoce que les espèces purement marines.

Parmi les espèces des milieux saumâtres, les *hookeri,* pour lesquels le temps d'intermue est rapide au cours des premiers stades, sont aptes à se reproduire beaucoup plus rapidement que les *rugicauda.* Rappelons aussi, que dans les conditions d'élevage au Laboratoire, le pourcentage de mortalité est très faible chez *hookeri* (5 %), mais relativement important chez *rugicauda* (15 %).

Pour les formes marines, le développement plus tardif des caractères sexuels ne s'effectue pas également chez les différentes espèces. Le développement de *serratum* est particulièrement lent, puisque les jeunes ne donnent généralement de descendance qu'au cours de leur seconde année. Chez les *monodi,* le sabre copulateur des mâles devient fonctionnel et le marsupium des femelles se réalise généralement un stade plus tard que chez les *bocqueti.* Ces derniers, par ailleurs, sont beaucoup plus résistants en élevage, puisque le taux de mortalité est d'environ 10 %, alors qu'il atteint ou dépasse 20 % chez *monodi.*

S. serratum, S. monodi et *S. bocqueti* sont adaptés à des milieux purement marins et présentent, en gros, les mêmes exigences écologiques, puisqu'on peut trouver ensemble *serratum* et *monodi* ou *serratum* et *bocqueti.* L'aire de répartition des *monodi* est assez vaste puisqu'on les rencontre depuis l'Espagne jusqu'en Belgique, en Grande-Bretagne et en Irlande. Les *bocqueti* ne sont actuellement connus que du littoral portugais et marocain.

Les *S. rugicauda* et les *S. hookeri* sont inféodés à des milieux saumâtres très euryhalins, dont la salinité subit de grandes fluctuations. Bien qu'il soit assez rare de rencontrer les deux espèces associées, il existe, pourtant, des populations mixtes sur l'intérêt desquelles nous reviendrons dans un chapitre ultérieur. Les aires de répartition de ces deux formes sont sensiblement les mêmes, bien que la présence de *rugicauda* en Méditerranée soit contestée.

CHAPITRE III

POLYTYPISME DE L'ESPÈCE *S. HOOKERI* LEACH

A. — Études de deux sous-espèces de *S. hookeri*

La première description de l'espèce *S. hookeri* a été faite par LEACH en 1814, à partir d'exemplaires recueillis à Suffolk. Par la suite, beaucoup d'auteurs ont créé des espèces nouvelles sur des exemplaires du pourtour méditerranéen. En 1857, VON MARTENS décrit un *S. fossarum* à partir d'exemplaires provenant d'Italie (Foro Apio); en 1887, des spécimens d'Espagne (Carthagène) servent à O. DE BUEN pour créer son *S. bolivarii;* SEURAT décrit un *S. rissoi* en 1924 à partir d'exemplaires de Tunisie. Ce n'est qu'en 1932 que MONOD, dans son ouvrage sur la systématique des *Sphaeromatidae,* révèle l'identité de ces espèces et les considère comme appartenant à l'espèce leachienne.

Depuis lors, *S. hookeri* a fait l'objet de nombreuses publications, essentiellement d'ordre biologique et écologique. En 1954, KINNE publie les résultats d'une étude sur la biologie et l'écologie de l'espèce dans la Baltique, cependant qu'en 1955, JENSEN relate ses observations sur les populations du port de Copenhague. En 1962, enfin, GIRAUD-LAPLANE donne une étude comparative sommaire des caractères morphologiques de *S. hookeri* du pourtour de la Méditerranée. Cependant, bien que des différences morphologiques certaines aient été signalées entre les populations du littoral méditerranéen et celles d'Espagne, d'Algérie ou d'Italie, l'espèce *S. hookeri* avait toujours été considérée comme une espèce monotypique.

Dans le cadre de mes recherches sur le polychromatisme des Sphéromes, j'ai été amené, dès 1959, à récolter de nombreux individus dans les étangs saumâtres du Roussillon (l'étang du Canet en particulier). Comme je l'ai déjà signalé (Chap. II, F), des comparaisons effectuées sur ces exemplaires et sur des échantillons des côtes d'Europe Occidentale (Canal de Caen à la Mer, Penzé, Kiel) m'ont permis de

définir les deux sous-espèces *S. hookeri hookeri* et *S. hookeri mediterranea,* conférant à l'espèce *hookeri* le rang d'espèce polytypique.

Dans son travail sur la génétique et l'écologie de *S. hookeri* dans les eaux saumâtres méditerranéennes, KÉRAMBRUN signale que « la sous-espèce *h. mediterranea* malgré son appellation, ne semble pas pouvoir réunir tous les *S. hookeri* méditerranéens ». Il fournit d'ailleurs dans une note récente, en collaboration avec SCHACHTER et RAZAKANDISA, quelques informations sur la morphologie, la biologie et la physiologie des individus de la Durançole (Bouches-du-Rhône) qui paraissent s'écarter notablement de ceux précédemment décrits.

Les particularités distinctives entre les deux sous-espèces portent exclusivement sur des caractères quantitatifs portés par certains appendices; bien que d'assez faible amplitude, ces caractères sont aisément repérables.

I. *Caractères de* S. hookeri hookeri *Lejuez, 1962.*

1) *Pléotelson* (Fig. 10, A, B, C).

Les carènes du pléotelson sont le plus souvent réduites à un alignement de gros tubercules qui peuvent être soudés pour former deux crêtes parallèles. Les tubercules de la division antérieure du pléon, dans l'alignement des carènes, sont souvent peu prononcés et semblent parfois même faire défaut. En vue latérale, le bombement antérieur du pléotelson s'estompe progressivement depuis la partie moyenne, au niveau des carènes, jusqu'à l'extrémité caudale; le contour postérieur apparaît alors sub-rectiligne, sans zone concave prononcée ni retroussement.

2) *Antennes* (Fig. 11, A).

Les soies des articles antennaires, toujours peu développées dans l'espèce *hookeri,* dépassent pourtant largement l'article correspondant; elles peuvent atteindre sensiblement deux fois la longueur de l'article qui les porte.

3) *Péréiopode I* (Fig. 11, B, C, D).

L'ornementation des premiers péréiopodes constitue le caractère le plus net dans la détermination des deux sous-espèces. L'ischiopodite porte une vingtaine de soies insérées en croissant sur la partie tergale moyenne. On en compte 15 à 20 pour le méropodite, et leurs bases, disposées en fer à cheval, circonscrivent la partie sub-terminale du lobe relativement peu développé. Bien que moins touffues que chez *S. monodi, S. bocqueti* et *S. rugicauda,* les fines soies du bord sternal des méropodite, carpopodite et propodite sont encore bien fournies.

4) *Maxillipède* (Fig. 11, E).

Dans la diagnose spécifique, j'ai signalé la présence de lobes saillants mais peu étendus pour les articles II-IV du palpe du maxillipède. Corrélativement, les touffes de soies qui les ornent sont assez réduites. Les soies de l'angle distal externe des troisième et quatrième articles atteignent la longueur des articles correspondants.

5) *Pléopodes.*

Le sabre copulateur dépasse l'extrémité apicale de l'endopodite du pléopode II d'environ 1/3 de sa longueur.

L'exopodite du pléopode III présente un rudiment d'articulation très réduit, ne dépassant pas 1/5 ou 1/4 de la largeur de l'appendice.

Une échancrure peu profonde de l'endopodite du pléopode IV détermine un lobe apical largement arrondi.

II. *Caractères de* S. hookeri mediterranea *Lejuez, 1962.*

1) *Pléotelson.*

Les deux rangées de tubercules alignés du pléotelson sont généralement plus nettes que chez les exemplaires de la Manche. Les tubercules de la division antérieure du pléon sont également plus marqués chez les *mediterranea* que chez les *hookeri.* En vue latérale, le contour du pléotelson, plus convexe dans sa partie proximale, s'estompe brusquement dans sa région moyenne, et présente alors une zone postérieure plus concave ayant tendance à un léger retroussement distal.

2) *Antennes* (Fig. 12, A).

Les touffes de soies des articles du fouet antennaire sont moins importantes que chez les *hookeri;* elles sont moins nombreuses et plus courtes; leur longueur ne dépasse pas, en général, l'extrémité distale de l'article correspondant.

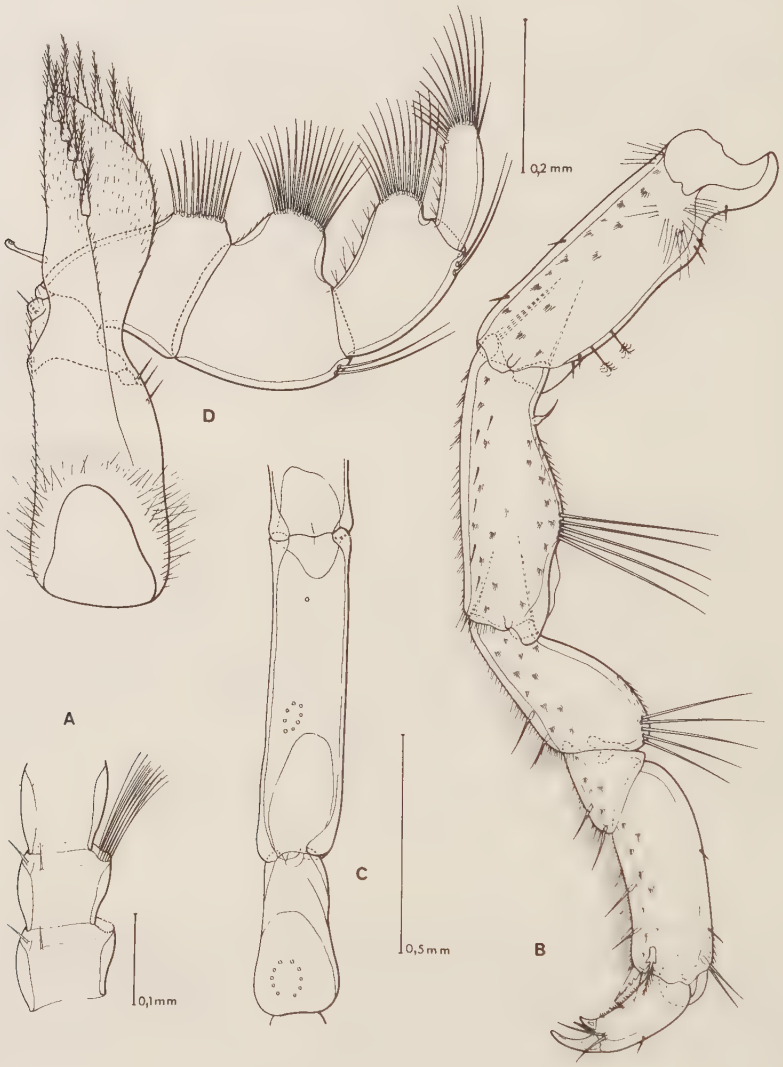


Fig. 12. — *Sphaeroma hookeri mediterranea.*
A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; D : maxillipède.

3) *Péréiopode* I (Fig. 12, B, C).

La longueur des soies qui ornent le méropodite et l'ischiopodite des péréiopodes antérieurs est d'environ 1/4 à 1/3 plus petite que chez les *hookeri;* d'autre part, ces soies sont moins nombreuses chez les *mediterranea* que chez les spécimens de la Manche, l'ischiopodite n'en porte que 5 à 8, disposées en couronne sur une proéminence de la partie médiane de l'article. Celles du méropodite, au nombre d'une dizaine, s'insèrent également en fer à cheval au sommet du lobe de l'article, moins proéminent que celui de la sous-espèce *hookeri.* Le chevelu de fines soies du bord sternal des méropodite, carpopodite et propodite est moins dense et les soies plus courtes chez les *mediterranea* que chez les *hookeri.*

4) *Maxillipède* (Fig. 12, D).

Les lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède sont plus saillants que chez les *hookeri* typiques; par contre, ils sont moins étendus et, corrélativement, les touffes de soies qui les garnissent sont moins importantes (soies moins nombreuses et relativement plus courtes). Les deux soies de l'angle distal externe des troisième et quatrième articles sont particulièrement courtes; elles atteignent sensiblement les 2/3 de l'article correspondant.

5) *Pléopodes.*

Le sabre copulateur de l'endopodite du pléopode II est légèrement plus développé chez les *mediterranea* que chez les *hookeri.*

Le rudiment d'articulation de l'exopodite du pléopode III est plus marqué chez les exemplaires des étangs du Roussillon que chez ceux de la Manche; il atteint approximativement 1/3 de la longueur de l'appendice.

L'échancrure de l'endopodite du pléopode IV est également plus prononcée; il en résulte la présence d'un lobe apical assez net, de forme triangulaire.

B. — Caractères morphologiques distinctifs des *S. hookeri* du pourtour méditerranéen

I. *Exemplaires des étangs des Bouches-du-Rhône.*

En 1962, Giraud-Laplane, comparant des *S. hookeri* recueillis dans les étangs saumâtres méditerranéens et des *hookeri* provenant de l'étang de Patria (Italie) signale les particularités morphologiques distinctives suivantes qui ne correspondent pas dans leur totalité aux caractères décrits par Monod chez des spécimens d'Algérie (Oued Seybouse), d'Italie (Paestum) et d'Espagne (Carthagène).

1) *Maxillipède.*

Les articles II-IV du palpe du maxillipède des *hookeri* provenant des étangs saumâtres français présentent des lobes très saillants; les soies qui les ornent sont plus courtes et moins nombreuses que chez les exemplaires de l'Oued Seybouse et de Carthagène.

2) *Pléopodes.*

Le sabre copulateur dépasse nettement l'endopodite du pléopode II chez les Sphéromes du littoral français, alors qu'il est plus court chez les exemplaires récoltés à Carthagène, en Algérie et en Italie.

Chez les spécimens des étangs saumâtres méditerranéens, l'exopodite du pléopode III porte une trace d'articulation qui atteint le 1/3 de la largeur de l'appendice; cette articulation est très réduite chez les individus de l'Oued Seybouse et de l'étang de Patria.

Le lobe apical de l'endopodite du pléopode IV est plus développé chez les Sphéromes camarguais que chez les spécimens italiens, algériens ou espagnols.

3) *Uropodes.*

Les Sphéromes récoltés dans le Vaccarès portent des longues soies sur le bord proximal interne de l'exopodite des uropodes, alors que les exemplaires de l'Oued Seybouse n'en possèdent pas.

4) *Pléotelson.*

Les individus du littoral méditerranéen présentent une rangée de tubercules alignés sur le pléotelson, tandis que les exemplaires étudiés par Monod portent des carènes.

5) *Péréiopodes.*

Les Sphéromes du littoral français portent 4 soies sur le méropodite et 3 soies sur l'ischiopodite; ceux de l'étang de Patria en portent 5 à 6 sur le méropodite et 6 à 8 sur l'ischiopodite.

Par ailleurs, une étude comparée du cycle biologique de *S. hookeri* de l'étang du Vaccarès et dans la mer Baltique permet à l'auteur de noter une période de reproduction moins prolongée dans les ports baltiques (mai à septembre) que dans le Vaccarès (février à octobre), et d'émettre les deux hypothèses suivantes pour expliquer l'ensemble de ces différences : « Des conditions de milieu différentes interviendraient sur des génotypes identiques, ou bien une différence génotypique existe entre les différentes populations et les populations nordiques appartiendraient alors à une race physiologique génétiquement distincte ».

II. ***Exemplaires de la rivière la Durançale.***

En 1964, Kérambrun, Schachter et Razakandisa apportent quelques informations sur la morphologie et la biologie des *S. hookeri* de la Durançole (Bouches-du-Rhône).

1) *Pléotelson.*

Les Sphéromes de la Durançole, de taille moyenne inférieure à celle des spécimens des étangs littoraux, présentent un pléotelson très convexe dans sa partie proximale et qui s'aplatit brusquement dans sa partie distale; les tubercules portés par ce pléotelson sont soudés deux à deux.

2) *Maxillipède.*

Les lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède sont moins

prononcés et les soies plus longues que chez les spécimens des étangs du Vaccarès et de Lavalduc.

3) *Pléopodes.*

Le sabre copulateur dépasse l'endopodite du pléopode II d'un quart de sa longueur chez les Sphéromes de la Durançole; il est plus long chez les individus des étangs saumâtres.

Le rudiment d'articulation de l'exopodite du pléopode III est nettement plus marqué chez les Sphéromes de la Durançole que chez ceux des étangs littoraux.

Le lobe opical de l'endopodite du pléopode IV est peu développé chez les spécimens de la Durançole.

4) *Péréiopodes.*

Le méropodite et l'ischiopodite des péréiopodes antérieurs portent respectivement 4 à 8 soies et 8 à 14 soies, alors que chez les individus du Vaccarès, on en compte de 3 à 5 sur l'ischiopodite et de 4 à 8 sur le méropodite.

5) *Uropodes.*

Enfin, chez les Sphéromes de la Durançole, l'exopodite des uropodes présente une crénulation peu marquée sur son bord externe, tandis que la crénulation est très marquée chez les spécimens des étangs du Vaccarès et de Lavalduc.

Par ailleurs, les auteurs signalent que le taux de survie semble plus faible chez les représentants des populations de la Durançole que chez ceux des populations des étangs saumâtres, et que les croisements effectués au Laboratoire entre des individus provenant de cette rivière et des individus des étangs de Lavalduc et du Vaccarès n'ont donné aucun résultat.

Par leurs caractères morphologiques distinctifs, par leurs particularités biologiques et par leurs préférences écologiques, les *S. hookeri* de la Durançole représenteraient un type particulier.

C. — Hybridation expérimentale entre *S. h. hookeri* et *S. h. mediterranea*

I. *Caractères morphologiques et biologiques.*

L'hybridation expérimentale entre les deux formes *hookeri* et *mediterranea* se réalise sans aucune difficulté au Laboratoire, quelque soit le sens du croisement, et des centaines d'hybrides sont nés d'environ 200 croisements. Ces hybrides sont féconds entre eux et avec leurs parents; les hybrides de deuxième génération sont également féconds. Les individus de première génération présentent en ce qui concerne, en particulier, l'ornementation du fouet antennaire, des péréiopodes antérieurs et du maxillipède, un aspect intermédiaire entre les parents.

1) *Antennes* (Fig. 13, A).

Les soies du fouet antennaire, qui ne dépassent pas l'extrémité distale des articles correspondants pour la forme *mediterranea*, atteignent une fois et demie cette longueur chez les hybrides.

2) *Péréiopode I* (Fig. 13, B, C).

Le lobe allongé de l'ischiopodite est orné d'une couronne de 15 à 20 soies; on en compte une quinzaine pour le méropodite. Ces soies ont sensiblement la même longueur que chez les *h. hookeri*.

3) *Maxillipède* (Fig. 13, D).

Les touffes de soies des lobes bien saillants des articles II-IV du palpe du maxillipède, bien que plus fournies que chez les *mediterranea*, sont moins importantes que chez les *hookeri*. Les deux soies de l'angle distal externe du troisième et du quatrième articles atteignent l'extrémité des articles correspondants.

En élevage, les hybrides se montrent particulièrement résistants et leur taux de mortalité, du même ordre que celui des *hookeri* des côtes de la Manche, est plus faible que celui des *mediterranea*. Rappe-

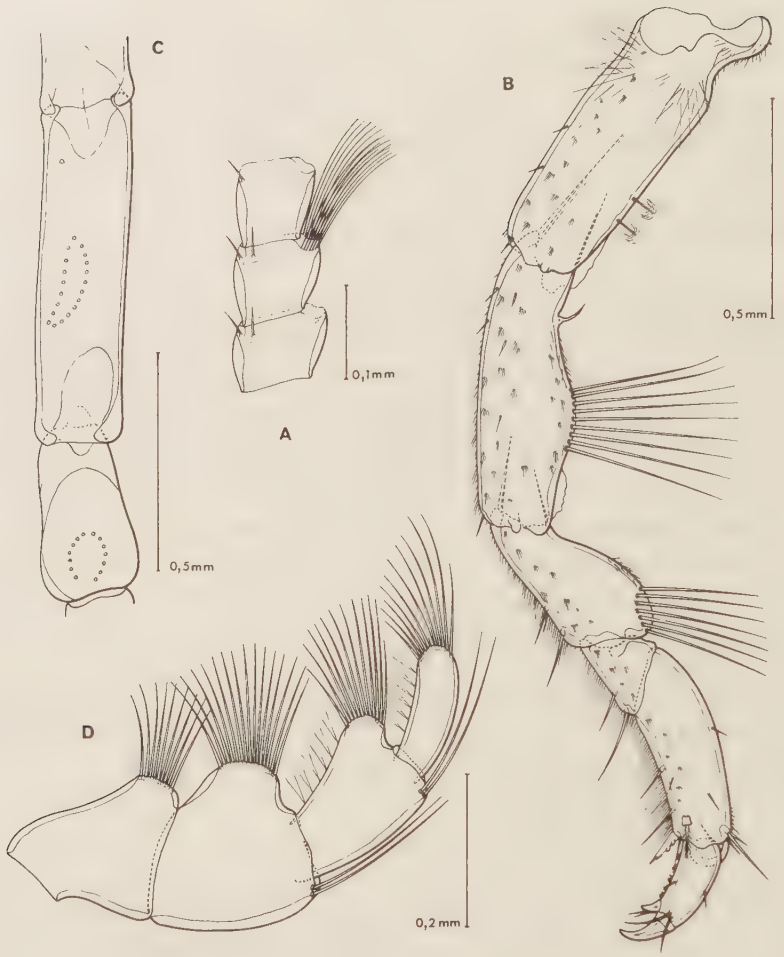


Fig. 13. — Hybrides *h. hookeri - méditerranea.*
A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; D : ornementation du palpe du maxillipède.

lons que les hybrides et les individus des deux formes ont toujours été élevés dans les conditions standard : eau de mer de Luc, de salinité normale.

II. *Sub-spéciation des* S. hookeri.

Les deux formes décrites présentent bien en commun les caractères morphologiques fondamentaux utilisés pour la diagnose de

l'espèce *S. hookeri :* le pléotelson est orné de deux carènes tergales ou de deux rangées de tubercules alignés et le propodite de P I possède une phanérotaxie typique (absence de la rangée distale transversale de soies sur la face rostrale, au niveau des deux grosses phanères). Etant donné, d'autre part, que l'hybridation entre les deux formes est complète, quelque soit le sens des croisements, et que les hybrides obtenus sont féconds entre eux et avec leurs parents, il ne fait aucun doute que, du point de vue biologique, on puisse les ranger à l'intérieur d'une seule et même espèce.

Cependant, les différences morphologiques quantitatives qui ont été mentionnées sont constantes; elles traduisent de réelles divergences génétiques et non une simple adaptation phénotypique à des milieux différents.

En raison de ces informations, la meilleure solution consiste dans l'état actuel de nos connaissances, à considérer chaque forme comme une variété géographique ou sous-espèce de l'espèce polytypique *S. hookeri.*

La grande facilité avec laquelle réussit leur hybridation expérimentale permet de penser que ces deux formes seraient susceptibles de se croiser librement si une barrière temporairement infranchissable ne venait interrompre les échanges géniques. Dans la nature, les *hookeri* et les *mediterranea* n'ont aucune occasion de s'hybrider puisque les aires de distribution ne se chevauchent pas, mais qu'elles sont, au contraire, très nettement séparées par de véritables barrières géographiques. Il est probable que la différenciation des deux sous-espèces a pu se faire à partir du Flandrien, à la formation des étendues lagunaires du littoral méditerranéen.

Des comparaisons de nombreuses populations méditerranéennes, portant sur des analyses biologiques et biométriques, permettront vraisemblablement de montrer si des divergences réelles existent entre les types décrits des étangs des Bouches-du-Rhône, des étangs du Roussillon de la Durançole, et d'affirmer ou d'infirmer leur appartenance à la sous-espèce *h. mediterranea.*

Chapitre IV

HYBRIDATION INTER-SPÉCIFIQUE CHEZ *SPHAEROMA*

Du point de vue taxonomique, la distinction entre l'hybridation naturelle et l'hybridation expérimentale est fondamentale. En effet, l'absence d'hybrides naturels entre deux formes qui peuvent cohabiter constitue souvent, en dernier ressort, le critère fondamental qui permet de trancher les cas spécifiques restés douteux à la lumière des seuls caractères morphologiques. Cependant, si les expériences de croisements inter-spécifiques ne fournissent qu'une image faussée des relations naturelles qui ont, seules, une portée systématique, la grande facilité avec laquelle se réalise l'hybridation expérimentale entre certaines formes permet, néanmoins, d'apprécier les parentés des différentes espèces à l'intérieur d'un même genre.

C'est dans ce but que toutes les catégories de croisements ont été entrepris en vue d'obtenir des hybrides entre les cinq espèces de *Sphaeroma : S. serratum, S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* et *S. hookeri.*

Les premiers résultats, consignés dans deux notes aux Comptes Rendus, ont été obtenus dès 1959 pour l'hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. monodi,* et en 1960 pour l'hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. rugicauda.* En raison de la grande ressemblance morphologique et biologique des *hookeri* et des *rugicauda,* qui s'hybrident facilement, d'une part, et de la possibilité d'hybridation entre les *hookeri et les monodi,* d'autre part, il semblait logique d'entrevoir un résultat positif pour les croisements entre *rugicauda* et *monodi.* Cette hybridation expérimentale est facile et de nombreux hybrides sont nés de croisements entre des individus appartenant aux deux espèces. Par contre, tous les essais entrepris avec des *serratum* et des *bocqueti* ont échoué jusqu'ici, en ce sens qu'aucun hybride n'a été obtenu.

Tous les hybrides entre les espèces *monodi, rugicauda* et *hookeri* proviennent de croisements réalisés entre individus appartenant aux

populations naturelles à partir desquelles ont été définis les caractères morphologiques spécifiques. Comme les espèces parentes, tous ont été maintenus dans les conditions d'élevage standard.

A. — Hybridation expérimentale

I. *Caractères des hybrides de première génération.*

Comme je l'ai brièvement signalé, la première génération d'hybrides est uniforme et présente, dans l'ensemble, un phénotype intermédiaire entre ceux des espèces parentes. Cependant, il peut arriver que, pour certains caractères particuliers, l'hybride ressemble d'avantage à l'un ou à l'autre des parents.

L'étude morphologique de ces hybrides sera limitée, comme dans les diagnoses spécifiques, à la description du pléotelson, des uropodes, des antennes, du premier péréiopode et du maxillipède. Ces caractères morphologiques seront généralement accompagnés de quelques informations biologiques.

1. — Hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. rugicauda.*

Les résultats de quelques croisements réalisés entre des *S. hookeri hookeri* et des *S. rugicauda* m'avaient permis de signaler quelques caractères morphologiques essentiels des hybrides de première génération. Des essais plus nombreux ont été entrepris et ont donné des jeunes dans plusieurs cas. Pour 25 croisements effectués dans le sens ♀ *hookeri hookeri* × ♂ *rugicauda,* 15 descendances ont été obtenues et ont produit, au total, 238 jeunes. De même, sur 25 croisements réciproques des précédents (♀ *rugicauda* × ♂ *hookeri hookeri*), 12 ont été positifs et ont fourni 184 descendants.

a) *Caractères morphologiques.*

Quelque soit le sens du croisement, ces hybrides de première génération sont identiques; ils présentent un aspect intermédiaire entre les *hookeri hookeri* et les *rugicauda* pour certains caractères et réali-

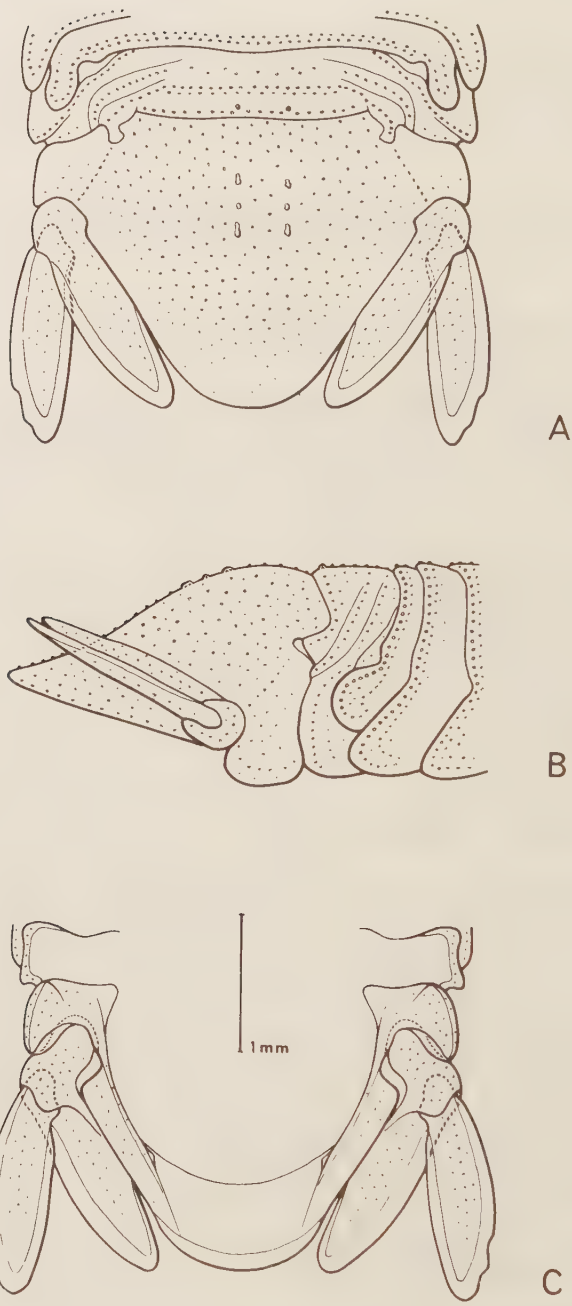


Fig. 14. — Hybrides *h. hookeri - rugicauda.* Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

sent au contraire, pour d'autres caractères, le phénotype de l'un ou de l'autre parent, généralement sous une forme atténuée.

α) *Pléotelson* (Fig. 14, A, B, C).

La surface tergale du corps est entièrement granuleuse comme chez les espèces parentes. Le pléotelson (Fig. 14, A) est orné soit de deux carènes courtes et peu développées, soit de deux rangées sub-médianes de tubercules alignés, soulignant l'emplacement des carènes, et la partie postérieure du bloc des segments abdominaux fusionnés peut porter deux petits nodules (caractères de *hookeri*). L'extrémité caudale arrondie s'étale moins largement que chez *rugicauda*, bien qu'elle soit nettement plus développée que chez *hookeri* où elle est particulièrement étroite. En vue latérale (Fig. 14, B), le contour du pléotelson, régulièrement convexe dans sa partie proximale, apparaît sub-rectiligne ou légèrement concave dans sa partie distale. Il réalise un aspect très proche de celui qu'on observe chez *hookeri;* le retroussement distal est, en effet, moins prononcé que chez *rugicauda*. En vue sternale (Fig. 14, C), l'espace délimité par la cavité pléopodiale et le bord caudal forme une zone trapézoïdale à bases arquées. Les marges latérales inférieures prennent un développement très intermédiaire entre celui des formes parentes : nettement moins larges que chez les *rugicauda*, elles n'ont cependant pas l'aspect triangulaire qu'elles offrent chez les *hookeri*.

β) *Uropodes* (Fig. 14, A, B, C).

Les rames des uropodes sont bien développées et dépassent légèrement l'extrémité distale du pléotelson. L'exopodite présente, comme chez *rugicauda*, trois dents plus ou moins nettes sur son bord externe.

γ) *Antennes* (Fig. 15, A).

L'ornementation des articles du fouet antennaire est très voisine de celle qu'on observe chez *hookeri;* les soies demeurent relativement courtes et n'atteignent jamais le double de la longueur de l'article correspondant.

δ) *Péréiopode I* (Fig. 15, B, C, D).

Chez les hybrides, le propodite du premier péréiopode (Fig. 15, C),

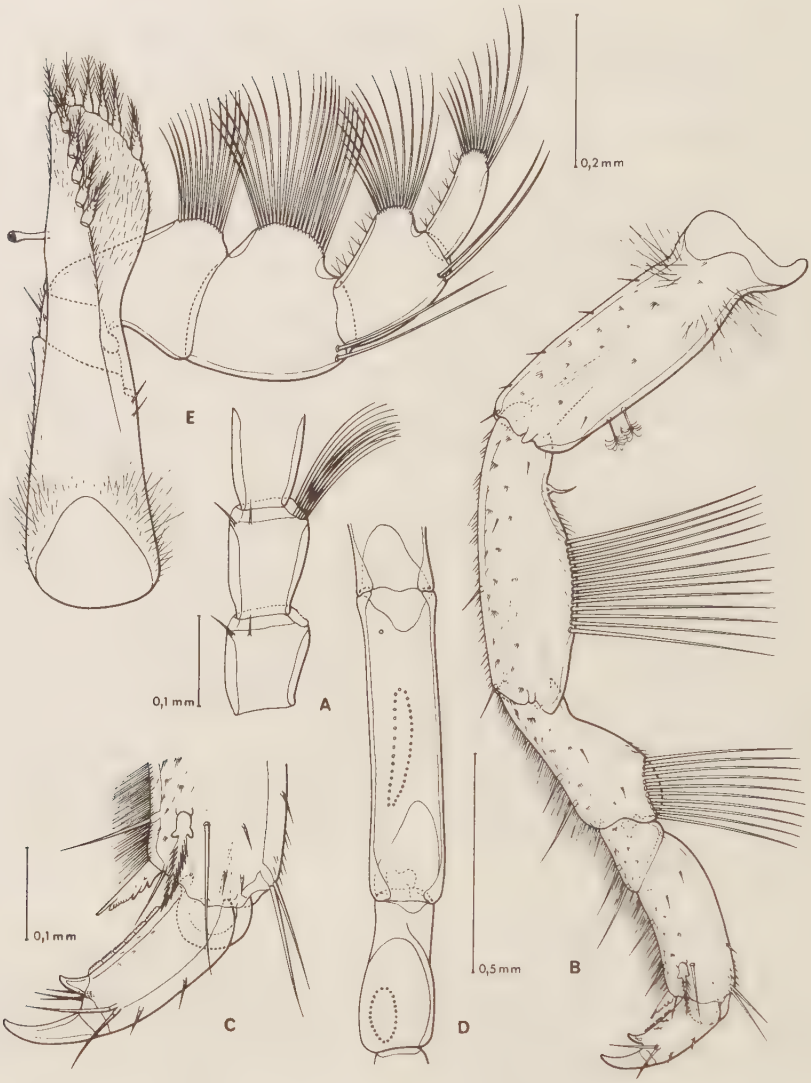


FIG. 15. — Hybrides *h. hookeri - rugicauda.*
A : ornementation des articles du fouet antennaire; B : péréiopode I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

qui est orné, comme chez les parents, des deux grosses phanères principales, ne possède qu'une longue soie, toujours présente cependant, à la place de la rangée transversale formée de deux soies chez *rugicauda,* mais qui fait totalement défaut aux *hookeri.* La sétosité du méropodite et de l'ischiopodite (Fig. 15, B, D) offre également une

situation intermédiaire; les soies légèrement plus courtes chez les *hookeri* et les hybrides sont au nombre de 25 à 30 pour l'ischiopodite et le lobe du méropodite, plus développé que celui des *hookeri*, en porte environ 25, insérées selon une seule couronne elliptique.

ε) *Maxillipède* (Fig. 15, E).

Les lobes du bord interne des articles II-IV du palpe du maxillipède sont moins saillants que ceux de *hookeri;* par contre, les touffes de soies qui les ornent sont plus importantes (soies plus nombreuses et de longueur légèrement plus grande) et leur aspect est très voisin de celui qu'on rencontre chez *rugicauda*. Le troisième et le quatrième articles portent, chacun, à l'angle distal externe, généralement deux longues soies du même type, comme chez *hookeri*.

b) *Caractères biologiques.*

Bien que l'étude du développement post-embryonnaire n'ait pas été suivie pour mettre en évidence la chronologie des mues successives et de l'apparition des caractères sexuels, il en résulte néanmoins que le développement des hybrides, plus lent que celui des *hookeri*, est cependant plus rapide que celui des *rugicauda*. Par contre, ces hybrides sont moins résistants que les *hookeri* et le taux de mortalité est assez élevé et très proche de celui des *rugicauda*.

2. — Hybridation entre *S. hookeri hookeri* et *S. monodi.*

Les expériences de croisements entre *S. hookeri hookeri* et *S. monodi*, dont les premiers résultats ont été acquis dès 1959, ont été poursuivis dans le but d'analyser l'isolement sexuel des deux formes et leur degré de fertilité entre elles. Bien que les essais tentés soient en nombre insuffisant pour établir leur taux d'hybridation, on peut cependant noter que le sens des croisements n'est pas sans influer sur les résultats et que cette hybridation qui réussit le plus souvent lorsque le croisement est effectué dans le sens ♀ *monodi* × ♂ *hookeri hookeri*, s'avère plus délicate lorsque le croisement est réalisé dans le sens réciproque : ♀ *hookeri hookeri* × ♂ *monodi*. Ces conclusions ressortent immédiatement de l'exposé suivant des croisements réussis : sur 30

croisements réalisés dans les sens ♀ *monodi* × ♂ *hookeri hookeri*, 22 ont été positifs et ont fourni 432 jeunes, tandis que 168 individus seulement sont nés de 8 descendances sur 30 croisements opérés dans le sens ♀ *hookeri hookeri* × ♂ *monodi*.

a) *Caractères morphologiques.*

L'étude morphologique de ces hybrides de première génération, identiques quelque soit le sens du croisement, illustre l'aspect intermédiaire qu'ils présentent entre les formes parentes.

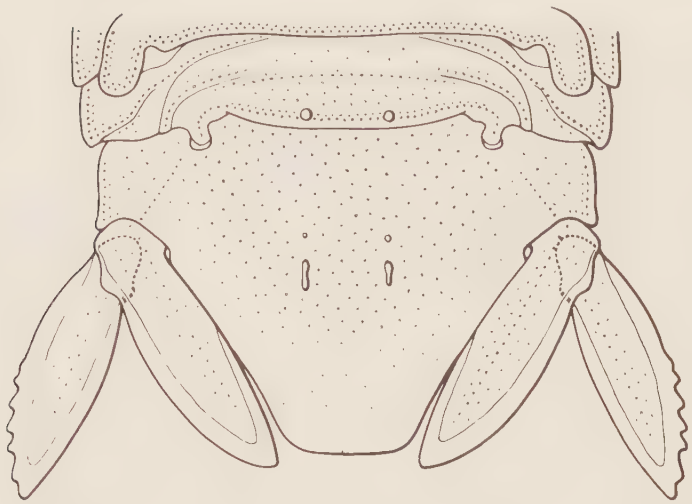
α) *Pléotelson* (Fig. 16, A, B, C).

La surface du corps est finement granuleuse et le pléotelson (Fig. 16, A) porte deux courtes carènes ou, du moins, deux tubercules bien marqués à l'emplacement qu'occupent les carènes chez *hookeri*. Le bloc des premiers segments abdominaux fusionnés est aussi généralement orné de deux tubercules plus ou moins nets dans l'alignement des carènes. L'extrémité distale est assez étroite (caractère de *hookeri*) mais sub-tronquée (caractère de *monodi*). En vue latérale (Fig. 16, B), le contour du pléotelson apparaît assez convexe dans sa partie proximale (caractère de *hookeri*), concave et relativement retroussé dans sa partie distale (caractère de *monodi*). En vue sternale (Fig. 16, C), la partie caudale, en arrière de la chambre pléopodiale, forme une surface trapézoïdale surtout développée en hauteur; il en résulte un élargissement de la zone moyenne des marges latérales inférieures qui s'étendent pourtant moins largement que chez les *monodi*, et dont l'angle distal demeure assez aigu, comme chez les *hookeri*.

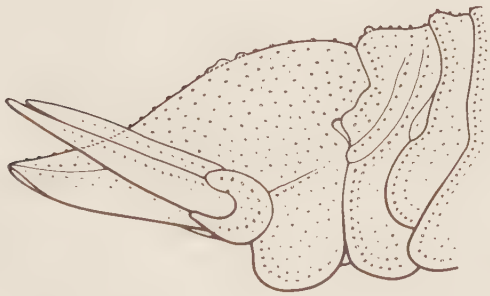
β) *Uropodes* (Fig. 16, A, B, C).

Les rames des uropodes sont bien développées et dépassent nettement l'extrémité distale du pléotelson. Elles sont effilées comme chez *hookeri* et paraissent moins massives que chez *monodi*. Le bord externe de l'exopodite présente 5 dents marginales, alors que, examiné dans les mêmes conditions, il est lisse chez *hookeri* et orné de 6 à 7 dents chez *monodi*.

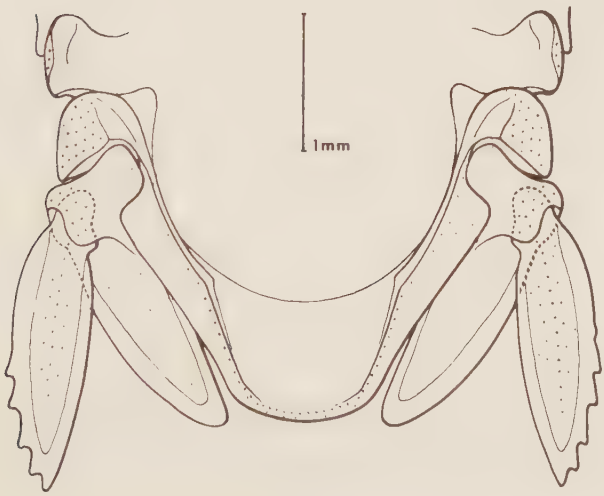
Fig. 16. — Hybrides *monodi* - *hookeri hookeri*. Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.



A



B



C

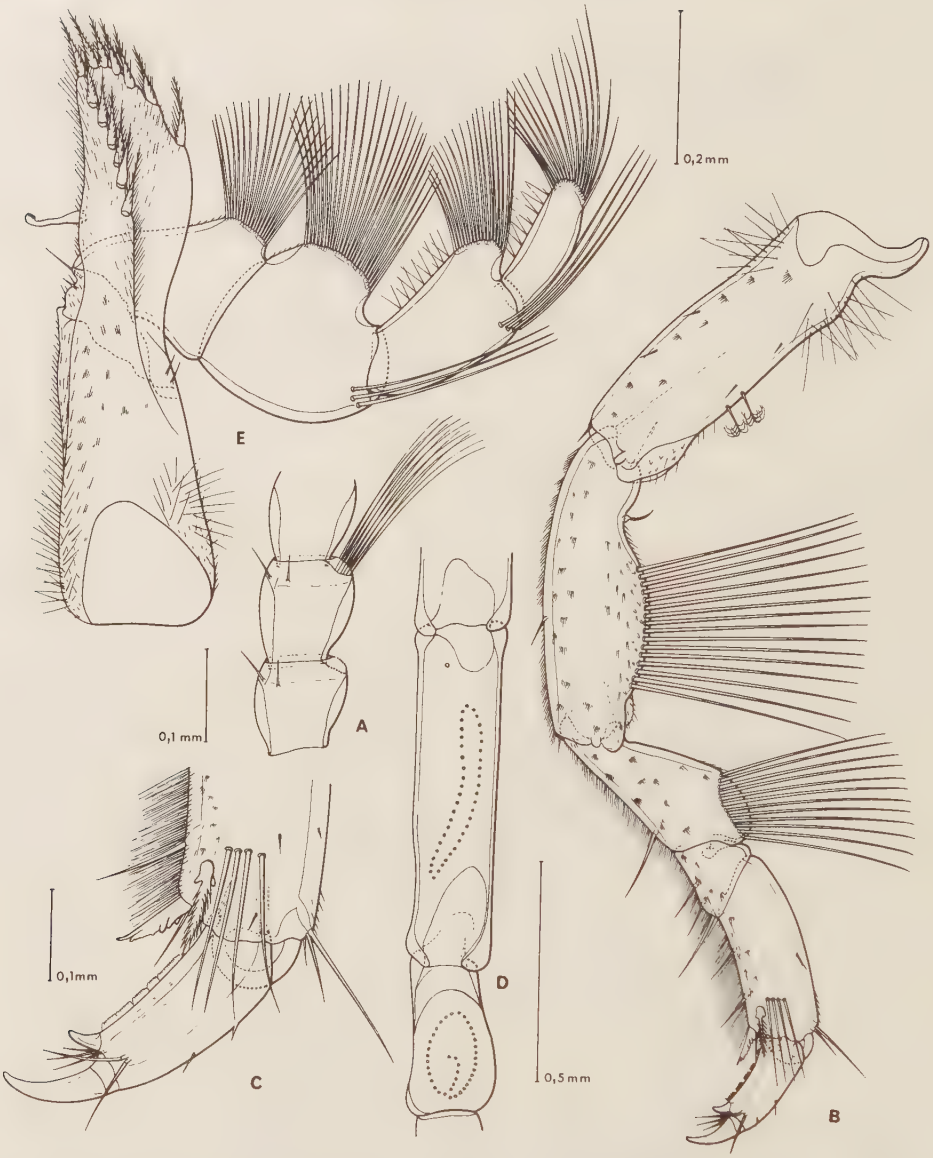


Fig. 17. — Hybrides *monodi - hookeri hookeri.*
A : ornementation des articles du fouet antenaire; B : périopodes I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

γ) *Antennes* (Fig. 17, A).

Les touffes de soies des articles du fouet antennaire, moins développées que chez *monodi* (soies plus courtes et moins nombreuses) sont cependant beaucoup plus fournies que chez *hookeri*. La longueur

de ces soies dépasse deux fois celle de l'article correspondant chez les mâles, ce qui permet généralement une détermination rapide des sexes.

δ) *Péréiopode I* (Fig. 17, B, C, D).

Comme chez les parents, nous retrouvons les deux grosses phanères principales de l'angle sterno-distal du propodite (Fig. 17, C), mais la rangée distale transversale ne comprend que 3 à 4 longues soies, alors que, totalement absente chez *hookeri*, elle en présente 4 à 8 chez *monodi*. Le lobe bien développé du méropodite (Fig. 17, B, D) commence plus proximalement que chez *hookeri*, et porte corrélativement des soies plus nombreuses : on en compte une quarantaine et les bases, insérées en spirale, décrivent un tour et demi de spire autour de l'article. L'ischiopodite en porte 40 à 50, alignées sur deux rangs parallèles de la face interne de l'article. Ces soies, glabres dans leur partie proximale et finement plumeuses dans leur moitié distale, ont une longueur intermédiaire entre celles des formes parentes. Chez les *monodi* et les hybrides, le bord tergal de l'ischiopodite, au niveau de l'insertion des longues soies, et la partie sub-distale de la face tergale du basipodite sont garnis de fines épines qui manquent aux *hookeri*.

ε) *Maxillipède* (Fig. 17, E).

Les lobes du bord interne des articles II-IV du palpe du maxillipède sont moins saillants que ceux des *hookeri* et ils présentent un développement intermédiaire entre celui des parents. Corrélativement, les touffes de soies qui les ornent sont plus importantes que chez *hookeri* (soies plus nombreuses et de longueur plus grande), mais elles restent moins fournies que chez *monodi*. Les troisième et quatrième articles portent, en plus, à l'angle distal externe, 3 à 4 longues soies, alors qu'on en trouve 5 à 7 chez *monodi* et seulement 1 à 2 chez *hookeri*.

b) *Caractères biologiques.*

Dans les conditions d'élevage, le développement des hybrides, plus rapide que celui des *monodi*, demeure néanmoins plus lent que celui des *hookeri*. Ces hybrides offrent sensiblement la même résistance que les *hookeri* et le taux de mortalité des jeunes, du même ordre que celui de ces derniers, reste donc faible par rapport à celui des *monodi*.

3. — Hybridation entre *S. monodi* et *S. rugicauda.*

S'il est relativement facile d'obtenir de nombreux hybrides entre les espèces *monodi* et *hookeri,* l'hybridation expérimentale entre *monodi* et *rugicauda* s'avère un peu plus délicate, comme en témoignent les résultats des essais de croisements suivants : sur 15 croisements réalisés dans le sens ♀ *monodi* × ♂ *rugicauda,* 7 ont réussi et ont donné 176 jeunes et sur 15 croisements effectués dans le sens réciproque ♀ *rugicauda* × ♂ *monodi,* 4 seulement ont été positifs et ont fourni 76 descendants. Bien que le nombre des expériences tentées soit trop faible pour tirer une conclusion, ces résultats semblent traduire une capacité d'hybridation plus faible lorsque le croisement est réalisé dans le sens ♀ *rugicauda* × ♂ *monodi.*

a) *Caractères morphologiques.*

Les hybrides de première génération présentent un aspect intermédiaire entre ceux des parents et les descriptions qui suivent se rapportent à tous les hybrides mâles, quelque soit le sens du croisement dont ils proviennent.

α) *Pléotelson* (Fig. 18, A, B, C).

L'ensemble du corps est recouvert de fines granulations comme chez *rugicauda.* L'extrémité distale du pléotelson (Fig. 18, A), nettement plus étroite que celle des *rugicauda,* présente un bord caudal sub-tronqué, un peu analogue à celui des *monodi.* En vue latérale (Fig. 18, B), le contour tergal du pléotelson est régulièrement bombé et convexe dans sa partie proximale et très concave dans sa partie postérieure où il offre un retroussement bien prononcé comme chez *monodi.* En vue sternale (Fig. 18, C), les marges latérales inférieures présentent sensiblement la même étendue que chez *rugicauda;* la partie pleine séparant la cavité pléopodiale du bord caudal est nettement trapézoïdale et rappelle de près la forme qu'on observe chez les hybrides *monodi-hookeri.*

β) *Uropodes* (Fig. 18, A, B, C).

Par leur forme assez effilée, les rames bien développées des uro-

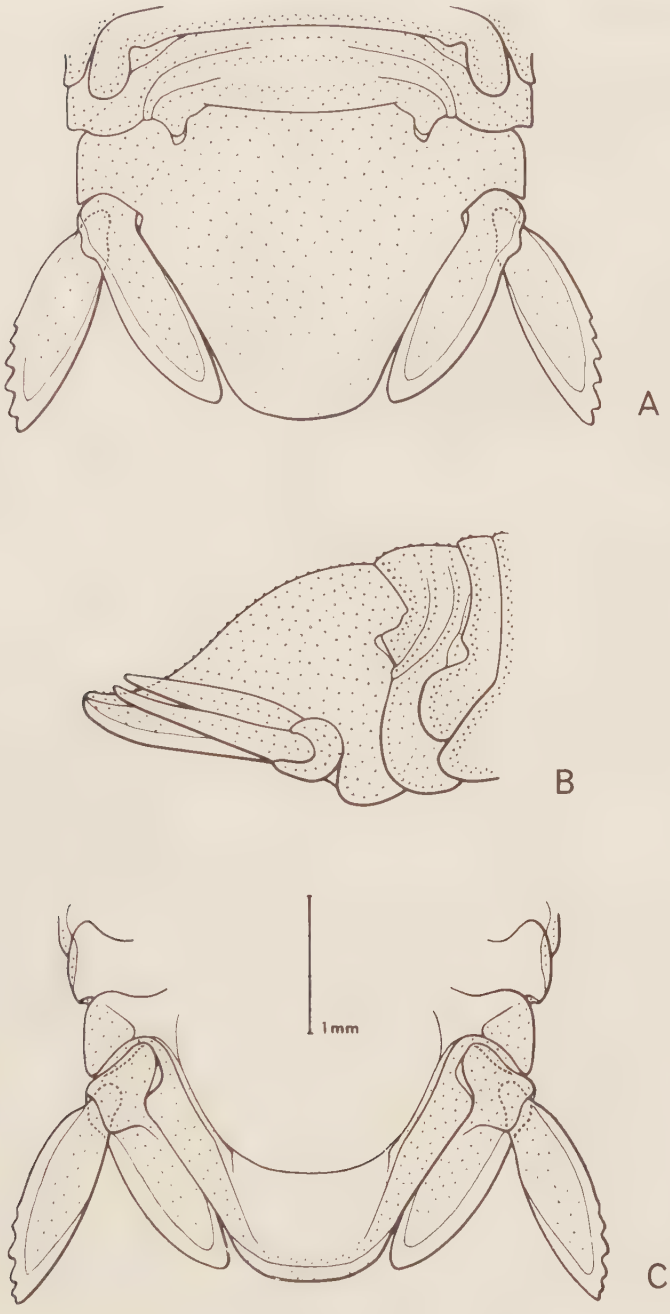


Fig. 18. — Hybrides *monodi - rugicauda*. Pléotelson.
A : vue tergale; B : vue de profil; C : vue sternale.

podes ressemblent à celles des *rugicauda,* mais elles rappellent celles des *monodi* par l'ornementation du bord externe de l'exopodite qui porte 5 à 6 dents, alors que nous n'en trouvons que 3, plus ou moins nettes, chez *rugicauda,* mais 6 ou 7 chez *monodi.*

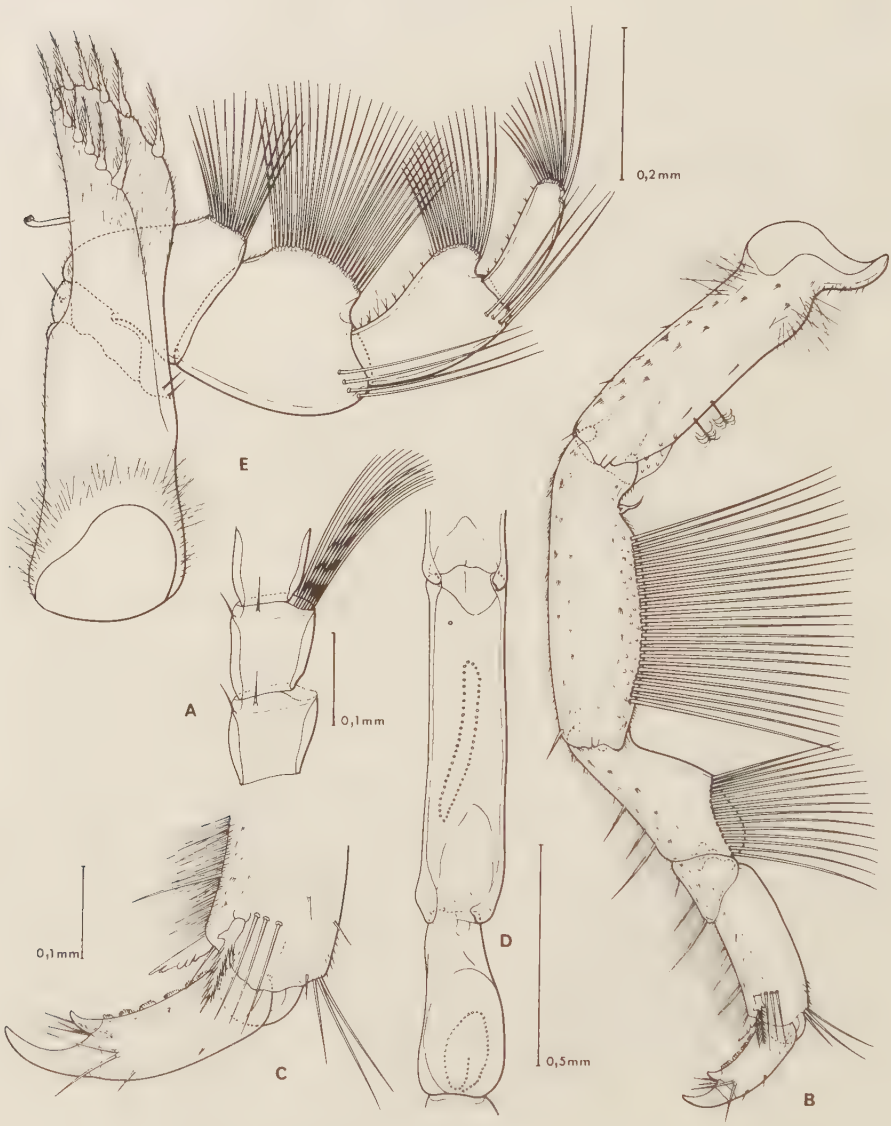


Fig. 19. — Hybrides *monodi - rugicauda.*
A : ornementation des articles du fouet antenaire; B : péréiopodes I; C : ornementation du propodite de P I; D : insertion des soies sur l'ischiopodite et le méropodite de P I; E : maxillipède.

γ) *Antennes* (Fig. 19, A).

Par le développement qu'elles atteignent chez les hybrides, les nombreuses soies des articles du fouet antennaire suffisent généralement, comme pour les *monodi,* à déterminer rapidement les mâles des femelles. Légèrement plus courtes que chez les *monodi,* elles ont cependant près de trois fois la longueur de l'article correspondant.

δ) *Péréiopode I* (Fig. 19, B, C, D).

En dehors de la grosse phanère pectinée de l'angle sterno-distal et de l'épine rostrale voisine, le propodite de P I (Fig. 19, C) porte une rangée distale transversale de soies dont le nombre de 3 ou 4 est intermédiaire entre celui des parents. La sétosité du méropodite et de l'ischiopodite des péréiopodes antérieurs illustre aussi, nettement, l'aspect intermédiaire des hybrides. Pour le premier péréiopode (Fig. 19, B, D), l'ischiopodite est orné de 50 à 60 longues soies et le lobe du méropodite, presque aussi étendu que celui des *monodi,* permet l'implantation d'une spirale d'une cinquantaine de soies dont les bases décrivent un tour et demi de spire. Ces soies sont relativement plus courtes chez les hybrides que chez *monodi.* Le développement de petites épines à l'angle distal du basipodite et sur le bord tergal de l'ischiopodite constitue un caractère transmis par le parent *monodi.*

ε) *Maxillipède* (Fig. 19, E).

Les lobes des articles II-IV du palpe du maxillipède sont moyennement saillants et nettement plus développés que ceux des *rugicauda.* Corrélativement, les touffes de soies qui les ornent sont plus importantes (soies plus nombreuses et plus longues) que chez *rugicauda,* mais elles demeurent moins étendues que chez *monodi.* Les troisième et quatrième articles portent, chacun, 3 ou 4 longues soies insérées à l'angle distal externe.

b) *Caractères biologiques.*

Dans les conditions d'élevage standard, le développement de ces hybrides reste lent et le taux de mortalité est aussi élevé que chez *monodi.* Il s'avère difficile d'obtenir un lot important d'individus dont les caractères sexuels soient pleinement différenciés.

II. *Caractères des hybrides de deuxième génération.*

De nombreux croisements ont été réalisés entre hybrides de première génération pour mettre en évidence la stérilité ou la fécondité de ces hybrides et pour tenter d'obtenir des hybrides de deuxième génération. Jusqu'à présent, seuls quelques résultats positifs ont été acquis pour des croisements effectués entre hybrides *hookeri-rugicauda.*

Dans la suite de cet exposé, je désignerai les hybrides par les initiales majuscules des formes parentes, la première lettre correspondant à l'espèce maternelle.

1 croisement ♀ (R-H) × ♂ (R-H) a donné 4 jeunes;

2 croisements ♀ ♀ (H-R) × ♂ ♂ (H-R) ont donné 9 jeunes.

Ces descendances sont très insuffisantes pour permettre une analyse détaillée des caractères morphologiques, d'autant plus qu'aucun de ces hybrides n'a atteint le stade de différenciation des caractères sexuels mâles ou femelles. Toutefois, l'ornementation du pléotelson paraît assez rudimentaire et il ne semble pas exister de véritables carènes, mais seulement deux petits tubercules sub-médians.

III. *Caractères des hybrides de croisements en retour.*

Parmi les nombreux croisements tentés, dans les différents sens, entre individus *hookeri* ou *rugicauda* et hybrides *hookeri-rugicauda,* les six résultats suivants ont été obtenus :

1 croisement ♀ (R-H) × ♂ H a donné 18 jeunes;

2 croisements ♀ ♀ (H-R) × ♂ ♂ H ont donné 5 jeunes;

1 croisement ♀ (H-R) × ♂ R a donné 6 jeunes;

2 croisements ♀ ♀ H × ♂ ♂ (R-H) ont donné 27 jeunes.

L'étude morphologique de ces hybrides témoigne d'une grande variabilité en ce qui concerne leurs caractères intermédiaires entre ceux de leurs parents. Chez tous, la surface du corps est finement granuleuse et le pléotelson possède deux tubercules sub-médians assez nets, parfois prolongés en avant par deux rangées parallèles de granu-

lations plus fortes qui soulignent l'emplacement des carènes de *hookeri*. En vue sternale, les bords latéraux du pléotelson sont bien développés et l'espace délimité par l'extrémité caudale et la chambre pléopodiale est large, assez semblable à l'aspect qu'on observe chez les hybrides de première génération; cet espace présente toutefois un rétrécissement distal plus accentué que chez ces derniers. Les caractères portés par les péréiopodes antérieurs et notamment par le premier péréiopode varient d'un individu à un autre. Les longues soient qui ornent l'ischiopodite et le lobe, assez étendu, du méropodite sont semblables à celles des parents. Chez des spécimens de taille moyenne, on en compte une vingtaine sur chaque article. L'ornementation du propodite présente également une certaine variabilité quant à la rangée distale transversale de soies; chez certains individus, cette rangée est réduite à une soie unique sur chaque péréiopode; chez d'autres, on trouve une soie d'un côté et 0 de l'autre; chez d'autres enfin, cette rangée fait totalement défaut sur chaque péréiopode. Ce dernier cas semble se reproduire plus fréquemment, mais je n'ai pu observer qu'un nombre trop restreint d'individus pour affirmer ou infirmer cette constatation. Pour cette même raison sans doute, je n'ai pas trouvé d'hybride qui possède deux soies de chaque côté.

Sans atteindre les remarquables possibilités d'hybridation « complexe » des *Jaera albifrons* pour lesquelles ont été obtenus des hybrides « complets » entre les différentes espèces, la naissance de 16 individus issus d'un croisement : ♀ M × ♂ (H-R) établit la possibilité d'hybridations plus importantes que la seule obtention d'hybrides simples entre les trois espèces considérées. Cependant, les jeunes n'ont pu être élevés jusqu'à la puberté et, par conséquent, l'analyse de la variabilité des caractères morphologiques n'a pu être entreprise.

IV. *Essais négatifs d'hybridation.*

Si les espèces *monodi, rugicauda* et *hookeri* s'hybrident facilement au Laboratoire, il est loin d'en être de même pour les *serratum* et les *bocqueti* comme en témoigne l'échec total des essais de croisements entre ces trois formes, réalisés en vue d'analyser leur isolement spécifique.

Toutes les tentatives d'hybridation ont échoué : aucun hybride

n'a été obtenu, ce qui semble prouver que les femelles n'ont pas été fécondées normalement.

♀ ♀ M × ♂ ♂ S
♀ ♀ S × ♂ ♂ M } : 30 croisements négatifs sur 30;

♀ ♀ B × ♂ ♂ S
♀ ♀ S × ♂ ♂ B } : 20 croisements négatifs sur 20;

♀ ♀ M × ♂ ♂ B
♀ ♀ B × ♂ ♂ M } : 15 croisements négatifs sur 15.

B. — Hybridation naturelle

Les hybrides sur lesquels ont porté ces recherches et à partir desquels ont été données les descriptions et ont été exécutés les dessins sont d'origine expérimentale, mais l'existence d'hybrides naturels, exceptionnels, est cependant certaine.

I. *Hybridation naturelle entre* S. hookeri hookeri *et* S. rugicauda.

La possibilité d'une hybridation naturelle semble pouvoir être établie par la descendance d'une femelle appartenant incontestablement à l'espèce *hookeri,* récoltée dans la nature après fécondation et isolée au Laboratoire. Cette femelle provenait d'un lot d'une cinquantaine d'individus, récoltés par A. Cantacuzène et C. Bocquet au village de Penzé. Le tri de cet échantillon a révélé que les deux espèces *hookeri* et *rugicauda* cohabitent en cette station où ils forment une population mixte. Les *hookeri* sont en forte majorité, mais huit *rugicauda* indiscutables figuraient dans le lot étudié.

Tous les jeunes de cette descendance présentaient l'ensemble des caractères hybrides précédemment décrits : configuration et ornementation du pléotelson et des uropodes, sétosité du fouet antennaire, du palpe du maxillipède, du méropodite et de l'ischiopodite des péréiopodes antérieurs et, surtout, présence d'une « rangée » distale transversale de soies sur le propodite de P I, réduite à une soie unique. Il en résulte clairement que cette femelle *hookeri* a été fécondée dans la nature par un mâle *rugicauda.*

Dans son mémoire sur les *Sphaeromatidae*, MONOD pense « qu'il est un peu inquiétant de trouver côte à côte des espèces extrêmement voisines, et tout particulièrement quand elles sont l'objet d'une localisation éthologique précise, comme c'est le cas pour *S. rugicauda* et *S. hookeri* qui sont, l'une et l'autre, des formes d'eau saumâtre et qui peuvent cohabiter ».

Bien au contraire, les connaissances acquises sur les rapports des deux espèces fournissent un élément essentiel de réponse au problème soulevé par MONOD, de la signification systématique des deux formes. En effet, l'absence d'hybrides naturels entre deux formes sympatriques montre que l'on est en présence de deux bonnes espèces, alors qu'une fréquence localement élevée d'hybrides naturels conduirait nécessairement à une ré-unification de deux sous-espèces. La grande rareté des hybrides naturels *hookeri-rugicauda* prouve que les croisements entre individus *hookeri* et *rugicauda* sont loin de se réaliser librement dans les populations mixtes naturelles et témoigne que ces deux formes sont bien distinctes et doivent être considérées comme deux bonnes espèces. Cependant, la présence d'hybrides naturels, même exceptionnels, révèle que ces deux espèces sont encore très proches parentes et situées à la limite de l'échelon spécifique.

Une prospection systématique des milieux saumâtres devra permettre de repérer des stations analogues à celle de Penzé et à celles mentionnées par MESSNER et WOHLRAB où les deux espèces chevauchent pour former de véritables populations mixtes. Un examen minutieux d'échantillons prélevés dans ces stations et l'analyse des descendances de femelles récoltées après fécondation et isolées au Laboratoire permettront d'évaluer la fréquence ou la rareté des hybrides naturels entre ces deux espèces.

II. *Cas des autres espèces.*

En raison des préférences et des exigences écologiques des *hookeri* et des *rugicauda* d'une part, et des espèces purement marines (*S. serratum. S. monodi* et *S. bocqueti*) d'autre part, on ne peut guère s'attendre à rencontrer de stations où deux formes de milieux différents cohabitent et, par conséquent, à trouver des hybrides naturels.

Je rappellerai cependant l'observation que j'ai pu faire à Regnéville (côte occidentale du Cotentin) en 1960, relative à une laisse de mer formée de mues de Sphéromes. Il existe en cette station une population assez dense de *S. rugicauda,* mais les mues ainsi accumulées appartenaient manifestement à *S. monodi.* La provenance exacte de ces mues n'a pas encore été précisée. On peut certes admettre qu'elles ont été amenées d'assez loin par un courant côtier (Pirou, par exemple) et concentrées en ce point privilégié. Il ne faut toutefois pas exclure l'hypothèse de l'existence d'une forte population de *S. monodi,* non encore inventoriée, à proximité de la station de *S. rugicauda* de Regnéville. Dans cette alternative, un certain taux de migration entre les deux populations pourrait être à l'origine d'une faible hybridation naturelle entre les deux espèces.

Les espèces purement marines de nos côtes (*S. serratum, S. monodi* et *S. bocqueti*) s'avèrent très voisines par leur écologie; ces trois espèces habitent sous les pierres et les galets ou dans les anfractuosités des rochers, dans la zone intercotidale correspondant au niveau moyen ou supérieur des marées de morte-eau. D'ailleurs, *S. monodi* et *S. serratum* d'une part, *S. bocqueti* et *S. serratum* d'autre part, peuvent cohabiter et former également des populations mixtes. Cependant, aucun hybride naturel n'a encore été rencontré dans les zones de contact ou d'habitation, bien qu'une observation faite à Longues (côte du Calvados) en 1963 mérite d'être signalée. En effet, le 10 juin, lors de la récolte des 500 couples de *S. serratum* qui nous ont permis de mettre en évidence la panmixie chez cette espèce (Bocquet, Lejuez et Teissier, 1965), 1 ♀ *monodi* et 1 ♂ *serratum* ont été trouvés *in copula.* Dans cette station, bien que *S. serratum* soit très abondant et que *S. monodi* demeure relativement rare, nous avons en présence une population « mixte ». Ramené au Laboratoire et mis en élevage, ce couple n'a donné aucun résultat positif.

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE

Le fait que les Sphéromes, nés et maintenus en élevage dans les conditions standard, gardent tous les caractères morphologiques et biologiques propres aux individus des populations naturelles montre que les particularités qui séparent les formes étudiées ne tiennent pas à des conditions de vie différente et ne résultent pas de variations phénotypiques adaptives, mais qu'elles présentent une signification taxonomique réelle.

C'est pourquoi, en fonction des résultats précédemment exposés, acquis par l'application des méthodes descriptives de la systématique traditionnelle et par l'analyse des renseignements biologiques concernant notamment le critère d'inter-fécondité, il est possible, à titre de conclusion de cette première partie, de préciser les parentés des espèces considérées, en les situant les unes par rapport aux autres. Rappelons que parmi les espèces étudiées, trois sont purement marines (*S. serratum, S. monodi* et *S. bocqueti*) et que les deux autres (*S. rugicauda* et *S. hookeri*) sont inféodées à des milieux saumâtres euryhalins. Rappelons également que la comparaison de *hookeri* méditerranéens et d'Europe Occidentale a permis de définir deux variétés géographiques ou sous-espèces de *hookeri* (*h. mediterranea* et *h. hookeri*), conférant ainsi à l'espèce le rang d'espèce polytypique.

S. serratum s'avère nettement séparé des autres espèces, aussi bien par ses caractéristiques morphologiques et ses différences biologiques que par son parfait isolement sexuel, puisque tous les croisements tentés avec l'une quelconque des autres formes ont échoué.

S. bocqueti, morphologiquement assez semblable à *S. monodi*, s'en éloigne par ses caractères biologiques et son isolement reproductif, aucun hybride inter-spécifique n'ayant été obtenu à partir des croisements réalisés.

Bien qu'appartenant à des milieux différents, *S. monodi, S. rugicauda* et *S. hookeri* constituent un groupe assez homogène sexuellement. Ces espèces sont moins isolées les unes des autres qu'elles

ne le sont des espèces *S. serratum* et *S. bocqueti*. En effet, l'hybridation expérimentale, qui réussit dans un certain pourcentage de cas et selon le sens des croisements effectués, a produit d'assez nombreux hybrides *monodi-rugicauda, monodi-hookeri hookeri* et *rugicauda-hookeri hookeri*. Cependant, à l'intérieur même de ce groupe, *S. monodi* s'écarte de *S. rugicauda* et de *S. hookeri*, non seulement par ses exigences écologiques, mais encore par certains arguments morphologiques et surtout par ses caractères biologiques : développement peu rapide au Laboratoire; mortalité des jeunes assez élevée; taux d'hybridation plus faible que celui des *rugicauda* et des *hookeri* entre eux; absence d'hybrides naturels, les populations naturelles s'établissant dans des milieux différents. Par contre, *S. rugicauda* et *S. hookeri*, qui peuvent former de véritables populations mixtes, demeurent deux formes proches parentes et les moins différenciées. Elles ont le même biotope; leurs caractères morphologiques sont peu différents; les croisements expérimentaux d'hybridation réussissent plus facilement que ceux qu'on peut tenter avec *S. monodi;* quelques hybrides de deuxième génération et de croisements en retour ont été obtenus et un hybride naturel a été identifié. Toutefois, si l'existence d'hybrides naturels permet d'affirmer que ces deux formes sont très apparentées, leur grande rareté dans les zones de cohabitation, ainsi que la lenteur du développement et le taux de mortalité assez élevé des hybrides expérimentaux témoignent que ces deux formes sont bien de bonnes espèces, à la limite de l'échelon spécifique, et qui doivent être, à ce titre, considérées comme deux espèces jumelles à fort pouvoir d'hybridation.

Deuxième partie

GÉNÉTIQUE COMPARÉE DU POLYCHROMATISME DE CINQ ESPÈCES DE *SPHAEROMA* : *S. SERRATUM* (FABRICIUS) *S. MONODI* BOCQUET, HOESTLANDT, LÉVI, *S. BOCQUETI* DAGUERRE DE HUREAUX, HOESTLANDT, LEJUEZ, *S. RUGICAUDA* LEACH, *S. HOOKERI* LEACH

Toutes les populations de presque tous les *Sphaeromatidae* présentent un mélange d'individus diversement colorés. Cette variabilité

avait attiré l'attention des premiers auteurs et notamment de Okay qui a étudié l'adaptation chromatique chez *S. serratum* (1943).

Cependant, des résultats acquis depuis une quinzaine d'années sur cette espèce (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951; Bocquet et Lejuez, 1958 *a* et *b;* Bocquet et Hoestlandt, 1959), on pouvait inférer, sans grand risque d'erreur, que la diversité des aspects colorés rencontrés chez les autres espèces de Sphéromes ne dépendait pas du seul jeu d'une adaptation chromatique, mais que la réalisation des types structuraux de coloration, évidemment modifiables, dans des limites bien déterminées, par une adaptation chromatique accessoire, obéissait à un déterminisme génétique.

Abstraction faite de cette adaptation chromatique qui rend le travail plus délicat, il est possible de reconnaître dans le polychromatisme des Sphéromes un polychromatisme structural ou de répartition des pigments et un polychromatisme additionnel ou de nature des pigments.

Chacun des phénotypes analysés est hérité de façon très semblable chez les cinq espèces étudiées. Bien que l'homologie réelle des gènes responsables d'un même phénotype chez ces espèces ne puisse être établie que dans des cas exceptionnels, elle paraît, pour le moins, très vraisemblable. C'est pour cette raison que les phénotypes voisins, bien qu'appartenant à des espèces distinctes, ont été distingués sous un même nom, ce qui présente les avantages d'une nomenclature phénotypique et, par voie de conséquence, d'une symbolisation génique simplifiées. La solution consistant à utiliser, pour chaque phénotype de chacune des espèces, un nom particulier aurait eu l'inconvénient de masquer plus ou moins complètement sinon des parentés, tout au moins des ressemblances phénotypiques certaines.

Pour chacune des espèces étudiées, les mutations naturelles sont dominantes par rapport à un phénotype fondamental sub-uniforme, que l'on peut sans douter homologuer au type sauvage de la génétique classique.

Tous les gènes dont dépendent les colorations de *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* et *S. hookeri* sont autosomiques, comme tous ceux qui ont été recensés jusqu'ici chez les Isopodes en général, à l'exception des gènes de couleur d'*Idotea balthica* qui sont hétéroso-

miques, *pseudolineata* et *uniformis* excepté (Tinturier-Hamelin, 1963 *a* et *b*). D'autre part, pour chaque espèce, tous ces gènes sont localisés sur une même paire de chromosomes. Cette situation rappelle beaucoup celle qui existe pour les gènes de polychromatisme des différentes formes de *Jaera marina* (Bocquet, 1953).

Dans cette seconde partie, après avoir rappelé brièvement les résultats acquis sur *S. serratum*, j'étudierai successivement le polychromatisme des quatre espèces : *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* et *S. hookeri.* Pour chacune d'elles je décrirai les aspects phénotypiques fondamentaux, éléments du polychromatisme structural et de nature des pigments, avant d'aborder l'exposé des résultats génétiques.

Chapitre V

POLYCHROMATISME DE *SPHAEROMA SERRATUM* (FABRICIUS)

Les premiers résultats génétiques relatifs au polychromatisme de *Sphaeroma serratum* ont été acquis par Bocquet, Lévi et Teissier et sont consignés dans leur mémoire, désormais classique : « Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.) », publié en 1951. Des prospections de nombreuses populations naturelles de l'espèce ont permis la découverte d'un certain nombre de phénotypes nouveaux, non représentés dans les populations des côtes de Bretagne (Bocquet et Lejuez, 1958 *a* et *b;* Bocquet et Hoestlandt, 1959; Bocquet, 1960 *a*, *b* et *c;* Consiglio, 1960; Bocquet, 1961 et 1963 *a* et *b*).

A. — Identification des différents mutants

Dans les populations des côtes armoricaines prospectées ont été définis cinq phénotypes de structure fondamentaux : *albicans, discretum, lunulatum, ornatum, signatum,* deux phénotypes structuraux secondaires : *pseudolunulatum* et *pseudosignatum* et trois phénotypes de couleur : *rubrum, hesperidum* et *aurantiacum.*

La prospection des côtes occidentales d'Europe a permis l'identification d'un certain nombre de phénotypes nouveaux. C'est ainsi qu'ont pu être définis :

— sur les côtes du Cotentin : deux phénotypes structuraux, « *ornatum* noir » et « *ornatum* réduit », qui représentent en fait deux variantes d'*ornatum,* ainsi qu'un phénotype de couleur, *luteum;*

— sur les côtes de la péninsule ibérique : quatre phénotypes de

structure, *parasignatum, alisignatum, lineatum* et *semilineatum;*

— sur la côte occidentale d'Afrique : un phénotype structural, *marmoratum;*

— sur les côtes des Baléares : une variante nouvelle de *lunulatum, bimaculatum,* en cours d'étude;

— dans le port de Naples : ont été signalés deux phénotypes de structure, *nigrum* et *fasciatum* et deux phénotypes de couleur, *roseum* et *sanguineum.* Cependant, d'après les descriptions qui en ont été données, il semble qui *nigrum* et *fasciatum* sont les homologues respectifs d'« *ornatum* noir » et de *lineatum.*

B. — Résultats génétiques

Les cinq types principaux *albicans, discretum, lunulatum, ornatum, signatum* définis sur les côtes de Bretagne sont conditionnés par le jeu de quatre couples d'allèles indépendants, autosomiques et constituant une série épistatique, dont les termes ont été énumérés dans l'ordre d'une épistasie croissante.

— Le phénotype *albicans* correspond au quadruple récessif *dd ll oo ss;*

— le phénotype *discretum* correspond aux triples récessifs *ll oo ss,* homozygotes ou hétérozygotes pour *D;*

— le phénotype *lunulatum* correspond aux double récessifs *oo ss,* homozygotes ou hétérozygotes pour *L;*

— le phénotype *ornatum* correspond aux récessifs *ss,* homozygotes ou hétérozygotes pour *O;*

— le phénotype *signatum* correspond aux individus qui comportent dans leur génome le facteur *S,* à l'état homozygote *SS* ou hétérozygote *Ss.*

Les gènes responsables des phénotypes ibériques sont dominants ou épistatiques par rapport au gène *D.*

Le gène *lineatum* est sûrement lié au gène *lunulatum,* mais la liaison de *lineatum* et d'*alisignatum,* et par conséquent d'*alisignatum* et de *lunulatum,* ne peut être que soupçonnée.

La génétique des phénotypes *ornatum* est délicate. Le gène « *ornatum* typique » O_T domine le gène « *ornatum* noir » O_N. Le gène « *ornatum* réduit » O_R est dominant sur les gènes « *ornatum* typique » et « *ornatum* noir ». Le gène O_R, lié à O_T ou O_N, peut être considéré comme allèle de ces gènes.

Le gène *marmoratum* est dominant ou épistatique sur les autres gènes, *signatum* excepté; sa position n'a cependant pu être précisée.

Les deux gènes principaux de nature des pigments *rubrum* et *luteum* sont dominants; *luteum*, hypostatique par rapport à *rubrum*, est lié à *signatum*. L'ensemble des données acquises sur *rubrum* conduisent à admettre l'existence de deux gènes *rubrum*, désignés par *rubrum* 1 et *rubrum* 2, le premier lié à *lineatum* et à *lunulatum*, le second, peut-être lié à *discretum*.

Les résultats obtenus sur *hesperidum* et *aurantiacum* parlent nettement en faveur de la dominance des gènes correspondants.

C. — Génétique des populations naturelles

La reconnaissance du déterminisme génétique des types de coloration observés sur les côtes de Bretagne a conduit Bocquet, Lévi et Teissier à étudier la composition phénotypique et génotypique des populations naturelles de *S. serratum* sur le littoral breton (Bocquet, Lévi et Teissier, 1950 *b*; 1951). Le but que se proposaient ces auteurs étant d'établir une « carte génétique » de *S. serratum*, aussi complète que possible, pour l'ensemble des côtes de France, les prospections ont été poursuivies sur les côtes du Boulonnais (Hoestlandt et Teissier, 1952) et sur les côtes du Cotentin et du Calvados (Lejuez, 1958; 1959; 1960; 1961; Bocquet, Lejuez et Teissier, 1964).

La stabilité du polychromatisme local, établie pour les populations bretonnes (Bocquet et Teissier, 1960) et la panmixie, mise en évidence pour une population des côtes normandes (Bocquet, Lejuez et Teissier, 1965) semblent pouvoir être extrapolées à l'ensemble des populations de l'espèce et autoriser la comparaison des relevés répartis sur une quinzaine d'années.

Le tri de plus de 100 000 Sphéromes, provenant de 74 stations

réparties de la Baie du Mont-Saint-Michel au Cap Blanc-Nez, limite nordique de la répartition continentale, a permis d'achever l'étude de la structure génétique des populations sphéromiennes de cette région.

Sans rappeler le détail des observations, les résultats les plus intéressants de cette analyse méritent d'être brièvement résumés.

Dans toutes les stations prospectées, les *albicans* et les *discretum* réunis représentent toujours plus des 2/3 et généralement plus de 80 % de l'effectif total des échantillons.

Pour chaque population, les fréquences phénotypiques et les fréquences des allèles dominants ont été calculées.

Les populations du Boulonnais se caractérisent par la présence de trois phénotypes seulement (*albicans, discretum, lunulatum*) sur les cinq types structuraux identifiés dans les populations des côtes de Bretagne.

Les populations armoricaines et celles des côtes occidentale et septentrionale du Cotentin renferment, à de rares exceptions près, les cinq phénotypes fondamentaux. L'examen des populations de la côte orientale du Cotentin et des côtes du Calvados a permis de suivre la disparition des gènes *O* et *S*, sûrement très largement provoquée par des facteurs climatiques et notamment par la température.

Chapitre VI

POLYCHROMATISME DE *SPHAEROMA MONODI* BOCQUET, HOESTLANDT, LÉVI

Au cours de leurs recherches sur le polychromatisme de *S. serratum*, Bocquet, Hoestlandt et Lévi avaient souvent rencontré, dans la région de Roscoff, des populations de Sphéromes dont le phénotype le plus courant ne se ramenait à aucun des mutants colorés de *S. serratum*. Cette découverte leur a permis de définir, en 1954, la nouvelle espèce *S. monodi*.

Les populations de *S. monodi*, identifiés jusqu'alors comme des *S. serratum*, présentent toutes, en effet, un riche polychromatisme dont la diversité des aspects colorés s'explique essentiellement par l'existence de plusieurs phénotypes majeurs dont la détermination obéit à un déterminisme génétique.

C'est ainsi qu'en 1959, j'ai brièvement étudié l'un de ces phénotypes fondamentaux, *bimaculatum*, en l'opposant à un autre phénotype, *distinctum*, considéré comme type de référence et que, dans la suite de cet exposé, j'appellerai *discretum*, en raison de la ressemblance qu'il présente avec le phénotype *discretum* de *S. serratum*.

A. — Description du polychromatisme

I. *Polychromatisme structural.*

Huit types principaux de répartition des pigments ont été rencontrés jusqu'à présent dans les populations naturelles de *Sphaeroma monodi*. Je les ai appelés : *discretum, bimaculatum, lineatum, flavolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum* et *signatum;* ils seront symbolisés par les lettres suivantes : D, Bm, L, Lf, Lp, Bl, I et S.

1) Le phénotype *discretum* D.

Le phénotype *discretum* (Pl. I, fig. 1) se caractérise, à première vue, par une pigmentation sub-uniforme de chromatophores jaunes ou gris-jaunâtres sur l'ensemble du corps. Un examen plus attentif révèle, cependant, l'existence de concentrations de chromatophores sombres qui déterminent autant de taches plus foncées séparées les unes des autres par des plages claires.

La tête, bordée antérieurement d'une zone marginale sombre, comprend deux plages latérales claires séparées par un épi médian pigmenté.

Les limites postérieures des différents segments thoraciques libres et du bloc des segments abdominaux fusionnés, dont les marges latérales sont particulièrement sombres, présentent de petites concentrations de chromatophores à pigment étalé. Le quatrième segment thoracique libre porte, ainsi, deux petites taches sub-médianes claires bordées latéralement d'un croissant sombre. Les taches portées par le bloc des segments abdominaux antérieurs correspondent linéairement aux taches du quatrième segment thoracique, mais les plages claires, plus importantes et plus constantes, sont, de ce fait, plus caractéristiques. Les derniers segments thoraciques présentent aussi, généralement, de telles concentrations dans l'alignement des foyers les plus caractéristiques.

Le pléotelson, nettement plus sombre dans ses régions latérales, porte une tache médiane pigmentée en forme de V inversé.

Les uropodes sont, en général, peu ou moyennement pourvus de chromatophores.

Chez certains individus, on peut trouver des petites plages blanches sur les bords latéro-dorsaux du cinquième métamère thoracique, témoignant de l'existence d'un polychromatisme mineur, d'ailleurs commun à presque tous les phénotypes.

Il ne semble pas exister de phénotype parfaitement uniforme que l'on pourrait rapprocher du phénotype *albicans* de *Sphaeroma serratum*. Il est pourtant possible de rencontrer des individus dont la répartition des chromatophores est d'apparence très homogène et chez lesquels il est difficile de reconnaître les concentrations caractéristiques précédemment signalées.

2) Le phénotype *bimaculatum* Bm.

Le phénotype *bimaculatum* (Pl. I, fig. 3) se reconnaît immédiatement à la présence de deux grandes plages blanches, d'un blanc mat ou rosé, qui tranchent nettement sur le reste du corps, de couleur jaune, gris-jaunâtre ou noire. La plage antérieure, de contour sub-rectangulaire, s'étend sur la partie médio-dorsale des quatre premiers segments thoraciques libres. Bordée d'une zone pigmentée dans la région antérieure du premier segment, elle garde une largeur assez uniforme sur les trois premiers métamères pour se rétrécir sur le quatrième où elle dessine une sorte de trapèze terminal que soulignent deux taches sub-médianes sombres, formées de concentrations de chromatophores à pigment étalé, et surtout marquées à la partie postérieure des segments. La plage postérieure prend naissance sur la partie médio-dorsale inférieure des premiers segments abdo-

minaux où elle forme une lunule frangée de chromatophores sombres à pigment étalé; elle s'étend sur le pléotelson en un large écusson sub-trapézoïdal dont la petite base occupe l'extrémité postérieure du corps. La pigmentation du reste de la face dorsale est du type *discretum* et les marges postérieures des segments thoraciques peuvent présenter des concentrations de chromatophores.

Les endopodites des uropodes sont généralement rayés d'une bande transversale sombre.

A côté de *bimaculatum* pourvus ou non des taches blanches latérales sur le cinquième segment thoracique, signalées chez *discretum*, on rencontre des *bimaculatum* indiscutables qui possèdent des bandes marginales blanches qui couvrent la majeure partie des plaques coxales des segments thoraciques. L'exposé des données génétiques comportera une discussion que suggère leur ressemblance avec des individus portant à la fois les caractères *bimaculatum* et *bilineatum*.

Dans un échantillon de *S. monodi*, prélevé à Pirou en mai 1965, figuraient entre autres phénotypes des *bimaculatum* typiques et un individu femelle dont le phénotype (Pl. I, fig. 4) s'écartait assez nettement du type décrit, mais qui, dans l'état actuel de nos connaissances, sera considéré comme une simple variation du phénotype *bimaculatum*. Du point de vue structural, il en diffère par une réduction très notable des taches blanches caractéristiques. La plage antérieure ne s'étend réellement que sur les deux premiers segments thoraciques. La plage postérieure, également très réduite, forme un grand écusson semi-circulaire qui couvre la partie antérieure du pléotelson dont la partie postérieure est bordée d'un arc marginal pigmenté. Ce caractère rappelle l'aspect du pléotelson des *lunulatum* de *S. serratum* et de *S. hookeri*.

Le phénotype *bimaculatum* est réalisé dès la naissance d'une manière suffisamment nette pour autoriser le tri immédiat des portées comportant ce phénotype.

3) Le phénotype *lineatum* L.

Le phénotype *lineatum* (Pl. II, fig. 1), bien répandu dans toutes les populations naturelles, présente une large bande médio-dorsale blanche qui court sur toute la longueur de l'animal, du premier segment thoracique à la partie postérieure du pléotelson.

La tête porte une petite lunule postérieure blanchâtre ou verdâtre, peu étendue et séparée de la bande blanche par un liseré de chromatophores constamment étalés bordant la région antérieure du premier segment thoracique. De largeur sensiblement constante sur les quatre premiers métamères du thorax, cette bande se rétrécit alors très progressivement jusqu'au bord distal du pléotelson. Elle est soulignée latéralement par des concentrations de chromatophores sombres bien marquées sur les marges postérieures des segments thoraciques libres et du bloc des premiers segments abdominaux et par des bandes longitudinales sur le pléotelson.

L'endopodite des uropodes peut être entièrement pigmenté ou seulement rayé d'une bande sombre.

Le plus souvent d'un blanc mat assez pur, cette bande peut prendre, chez certains individus, une coloration jaunâtre ou brunâtre.

Enfin, un problème semblable à celui que soulèvent certains *bimaculatum* se pose au sujet de *lineatum* typiques qui possèdent deux bandes marginales blanches sur les bords latéro-dorsaux des segments thoraciques et du bloc des segments abdominaux fusionnés.

Quoi qu'il en soit, par l'existence de cette bande médiane blanche, matérialisée dès la naissance, ce qui permet le tri des jeunes dès leur sortie du marsupium maternel, ce phénotype s'apparente de près au phénotype *lineatum* de *S. serratum*.

4) Le phénotype *flavolineatum* Lf.

Les individus réalisant le phénotype *flavolineatum* (P. II, fig. 3) se reconnaissent à la présence d'une bande médio-dorsale longitudinale d'un jaune rouge ou d'un jaune orangé clair. Elle prend naissance sur la tête où elle peut soit être très réduite, soit s'étendre largement, puis se prolonge jusqu'à l'extrémité distale du pléotelson. Suivant les individus, elle présente des variations notables de largeur au niveau des divers segments thoraciques et du bloc des segments abdominaux antérieurs. Elle s'évase généralement dans la partie moyenne du pléotelson pour en recouvrir toute la partie distale.

Chez certains *flavolineatum*, cette bande est assez étroite, le reste du corps présentant la pigmentation normale des *discretum*; chez d'autres, elle est beaucoup plus large, de contour imprécis, et on observe, le plus souvent, des concentrations de tels chromatophores jaune orangé sur les bords latéraux de certains ou de tous les segments thoraciques, sur les marges du bloc des premiers segments abdominaux et du pléotelson, et même sur l'endopodite des uropodes.

Cette bande apparaît principalement bien marquée sur un fond clair ou noir; au contraire, les *flavolineatum* dont la teinte de fond est jaune ou rouge sont très difficilement discernables des *discretum* typiques. De toute façon, la bande ne se matérialise que progressivement au cours de la croissance et il est nécessaire d'attendre quelques semaines pour effectuer le tri des portées comportant des *flavolineatum*.

5) Le phénotype *pseudolineatum* Lp.

Le phénotype *pseudolineatum* (Pl. II, fig. 4) a été rencontré dans les populations naturelles des côtes du Calvados (Villers-sur-Mer, Luc-sur-Mer) où il reste cependant peu fréquent. Il diffère essentiellement du phénotype *lineatum* par la pigmentation de la région médiane de la bande blanche demeurée inaltérée chez les *lineatum*. Ce complexe médio-dorsal détermine alors deux étroites bandes blanches sub-parallèles qui convergent et se réunissent dans la partie distale du pléotelson. La pigmentation du reste du corps est semblable à celle des phénotypes précédents. Toutefois, les individus examinés présentaient tous deux bandes marginales assez étroites et peu pigmentées, s'étendant du premier segment thoracique au bord latéral du pléotelson.

Contrairement aux *lineatum*, les *pseudolineatum* ne peuvent être identifiés en toute certitude dès la naissance.

6) Le phénotype *bilineatum* Bl.

Le phénotype *bilineatum* (Pl. III, fig. 1), peu répandu dans les populations naturelles, se reconnaît facilement à ses deux bandes blanches marginales qui contrastent, en général, avec la teinte plus ou moins foncée du reste du corps. Ces marges claires couvrent la totalité des plaques coxales des différents segments thoraciques; elles se prolongent sur les bords du bloc des segments abdominaux antérieurs et sur le pléotelson par des plages latérales blanches, d'étendue variable. La pigmentation du reste de la face dorsale, de type *dicretum*, présente, de façon plus ou moins nette, les taches sub-médianes du quatrième segment thoracique libre et du bloc des premiers segments abdominaux, caractéristiques du phénotype.

Bien que le phénotype soit réalisé dès la naissance, il est préférable d'attendre quelque temps pour effectuer en toute sécurité le tri des jeunes *bilineatum*.

7) Le phénotype *inversum* I.

Le phénotype *inversum* (Pl. III, fig. 2) se caractérise par une juxtaposition de plages claires et de plages pigmentées qui réalisent un dessin de structure assez complexe.

La marge postérieure de la tête est ornée de deux petites taches blanches sub-médianes séparées par une étoile pigmentée.

Les trois premiers segments thoraciques présentent une alternance de territoires sombres et clairs : deux larges zones blanches latérales séparent une bande médiane particulièrement pigmentée de deux bandes marginales également sombres. L'ornementation des quatre derniers segments thoraciques et du groupe des segments abdominaux antérieurs est plus difficile à analyser. La bande médiane pigmentée, plus ou moins discontinue et rétrécie sur cet ensemble, se prolonge jusqu'au niveau du pléotelson. Elle est flanquée de petites plages segmentaires sub-médianes blanches qui déterminent deux étroites bandes sub-parallèles séparées de plages plus marginales par des zones pigmentées.

Le pléotelson présente également un dessin caractéristique; sa partie moyenne antérieure est couverte d'un grand écusson sub-trapézoïdal clair, délimité latéralement et sur sa marge inférieure par un vaste croissant pigmenté qui émet un prolongement médio-dorsal dirigé vers l'avant. Ce caractère rappelle de près l'aspect du pléotelson du phénotype *inversum* que j'ai décrit chez *S. hookeri* ainsi que, dans une certaine mesure, celui de *lunulatum* de *S. serratum*.

L'extrémité distale de l'endopodite des uropodes est généralement couverte de chromatophores sombres.

Les plages claires ne tranchent pas d'une façon suffisante sur la pigmentation du reste du corps pour permettre le tri des jeunes dès la naissance.

8) Le phénotype *signatum* S.

Le phénotype *signatum* (Pl. III, fig. 4) se caractérise à première vue par l'existence de trois bandes longitudinales blanches qui s'étendent sur le thorax

des individus. La bande médio-dorsale, la plus caractéristique, prend naissance sur la partie postérieure de la tête et s'étend sur tous les segments thoraciques, sur le bloc des segments abdominaux fusionnés et sur le pléotelson. Très étroite dans la partie proximale du premier segment, elle s'étale largement à partir de sa région moyenne pour se rétrécir dès le quatrième segment et garder ensuite une largeur sensiblement constante.

Les deux bandes latérales blanches sont séparées de la bande médiane par deux bandes foncées, assez étroites, légèrement dilatées cependant au niveau du quatrième segment thoracique. Enfin, des plages pigmentées, recouvrant la presque totalité des plaques coxales des métamères thoraciques et les bords des segments abdominaux antérieurs, déterminent deux bandes marginales sombres.

La pigmentation du pléotelson est complexe; deux plages latérales blanches allongées s'étendent de la région antérieure au bord latéro-postérieur. Elles sont séparées de deux taches marginales blanches par deux zones pigmentées qui se continuent sur l'endopodite des uropodes. Elles sont également bordées par deux bandes sub-médianes sombres qui confluent, dans la partie moyenne du pléotelson, pour interrompre la bande médiodorsale claire qui atteint le bord distal du pléotelson.

Ce phénotype se réalise très tôt et les jeunes peuvent généralement être identifiés sans trop de difficulté dès la naissance. Par son allure globale, il rappelle beaucoup le phénotype *signatum* de *S. serratum*, bien que la figure portée par le pléotelson ne présente pas exactement le même aspect.

II. *Polychromatisme additionnel*.

Les huit types structuraux qui viennent d'être décrits se présentent le plus souvent sous une teinte jaune bistre ou gris-jaunâtre, qui, en raison de sa fréquence et surtout de ses caractères génétiques, peut être considérée comme la couleur normale ou fondamentale. Ils peuvent aussi être associés à d'autres facteurs de coloration, plus ou moins fréquents dans les populations naturelles, et qui se manifestent avec les mêmes caractères dans les deux sexes. En plus de la teinte jaunâtre fondamentale, trois types de coloration ont ainsi été reconnus dans ce polychromatisme de nature des pigments : *nigrum* N, *album* A et *rubrum* R.

1) Le phénotype *nigrum* N.

Les chromatophores qui couvrent les zones pigmentées des phénotypes sont d'une teinte grise, variant d'un gris plus ou moins sombre à un noir légèrement bleuté, selon leur concentration et leur degré d'étalement. Les dessins structuraux caractéristiques des différents phénotypes apparaissent d'autant plus nettement que la teinte de fond est plus noire.

2) Le phénotype *album* A.

Les chromatophores des *album* (Pl. I, fig. 2), au même état d'expansion pour un animal donné, appartiennent à un type bichromatique, l'un des pigments étant blanc, l'autre noir. Comme tous les phénotypes, ils sont capables de s'adapter aux conditions d'éclairement et de fond. Les animaux clairs apparaissent d'un blanc uniforme assez pur, le pigment noir des chromatophores étant très condensé. Ce phénotype rappelle le phénotype *albicans* de *S. serratum* dont il diffère, cependant, par la persistance d'une bande transversale sombre inter-oculaire qui envahit la partie antérieure du premier segment thoracique; la tête est également toujours plus sombre. Chez la plupart des individus, on remarque deux groupes de petites taches orangées ou brunâtres, portant deux ou trois chromatophores à pigment noir étalé; elles correspondent aux concentrations de chromatophores du quatrième segment thoracique libre et du bloc des segments abdominaux antérieurs des *discretum*. Leur nombre n'est pas constant : certains individus en sont totalement dépourvus, d'autres n'en possèdent qu'une ou plusieurs, indifféremment réparties. Dans l'état d'assombrissement maximum, les *album* sont d'un gris pâle cendré uniforme, légèrement bleuté.

3) Le phénotype *rubrum* R.

Le phénotype *rubrum* se reconnaît à la coloration rouge plus ou moins foncée des individus dont les yeux demeurent noirs. Selon leur état d'assombrissement et la concentration des chromatophores, leur teinte varie d'un rouge orangé à un rouge violacé.

B. — Étude génétique du polychromatisme

Bien que *Sphaeroma monodi* s'avère plus favorable à des recherches de génétique formelle que l'espèce voisine *S. serratum*, dont le cycle de développement est particulièrement long, nous verrons qu'en raison de certaines difficultés d'élevage notamment, il manque aux résultats que nous avons pu acquérir quelques séries de croisements complémentaires qui auraient permis de donner une démonstration plus complète, tout à fait rigoureuse, des propositions suivantes :

Les phénotypes *bimaculatum*, *lineatum*, *flavolineatum*, *pseudolineatum*, *bilineatum*, *inversum* et *signatum* sont déterminés par des gènes dominants et autosomiques par rapport à l'allèle responsable, à l'état homozygote, du phénotype *discretum*. Les gènes de couleur responsables des phénotypes *nigrum*, *album* et *rubrum*, énumérés dans l'ordre d'une dominance ou d'une épistasie croissante, sont dominants

par rapport au facteur de coloration jaunâtre qui définit le type fondamental.

Je montrerai alors la liaison des gènes de couleur entre eux avant de procéder à la démonstration directe de la liaison des gènes de structure et des gènes de coloration d'une part et de la liaison des gènes structuraux entre eux d'autre part, que suggère implicitement la liaison des gènes de structure et de couleur.

I. *Dominance des gènes de structure par rapport à* discretum.

1) Dominance de *bimaculatum* sur *discretum.*

— 2 ♀♀ Bm recueillies ovigères dans la nature et 2 ♀♀ Bm fécondées au Laboratoire par des ♂♂ Bm ont donné naissance à 135 Bm.

— 1 ♀ Bm fécondée par 1 ♂ D a donné 18 Bm.

— 2 ♀♀ Bm récoltées après fécondation et 6 croisements réalisés entre ♀♀ Bm et ♂♂ Bm ont fourni 215 Bm et 63 D, proportions ne s'écartant pas significativement du rapport mendélien 3 : 1.

— Les descendances de 7 ♀♀ Bm et de 2 ♀♀ D, fécondées dans la nature, se composaient respectivement de 204 Bm pour 231 D et de 36 Bm pour 41 D, ce qui correspond manifestement à la proportion 1 : 1.

— 13 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Bm) ont produit 327 Bm pour 311 D, selon la proportion 1 : 1.

Il résulte de cette analyse génétique qu'il existe dans le génome des *bimaculatum* un gène *Bm*, dominant et autosomique, qui détermine, à l'état homozygote ou hétérozygote, la réalisation du phénotype Bm. L'allèle récessif *bm* de *Bm* permet, à l'état homozygote *bmbm*, la réalisation du phénotype D.

2) Dominance de *lineatum* sur *discretum.*

— 1 ♀ L récoltée ovigère a donné naissance à 27 L.

— 3 ♀♀ L fécondées par des ♂♂ D ont fourni 60 L.

— Des ♀♀ L croisées avec des ♂♂ L ont donné :

- soit exclusivement des L (34 L pour 2 descendances) ;
- soit des L et des D, en proportions compatibles avec le rapport 3 : 1 (403 L et 126 D pour 13 descendances).

— 6 ♀♀ L recueillies ovigères et 12 croisements réalisés entre ♀♀ L et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ L) ont donné 782 jeunes répartis en 401 L et 381 D, selon un rapport 1 : 1.

Un gène *L*, dominant et autosomique, détermine, à l'état homozygote ou hétérozygote, le phénotype *lineatum*. Son allèle récessif *l*, à l'état homozygote *ll*, permet la réalisation du phénotype D.

3) Dominance de *flavolineatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ Lf fécondée par 1 ♂ D a donné 55 Lf.

— 2 croisements réussis entre Lf ont produit 59 Lf et 20 D, en plein accord avec une proportion 3 : 1.

— 6 croisements entre ♀♀ Lf et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lf) ont fourni des Lf et des D en proportion 1 : 1 (131 Lf pour 123 D).

Le phénotype *flavolineatum* apparaît donc comme déterminé par un gène *Lf*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la bande caractéristique médio-dorsale jaune-orangé. L'allèle récessif *lf* de *Lf*, à l'état homozygote *lflf*, permet la réalisation du phénotype D.

4) Dominance de *pseudolineatum* sur *discretum*.

— 3 croisements entre Lp ont produit des Lp et des D dans la proportion 3 : 1 (94 Lp pour 26 D).

— Des ♀♀ Lp fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lp) ont donné, pour 12 descendances, 243 Lp et 258 D, en plein accord avec le rapport 1 : 1.

Ces résultats nous autorisent à considérer que le phénotype *pseudolineatum* est déterminé par un gène *Lp*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote. Son allèle récessif *lp* permet, à l'état homozygote *lplp*, la réalisation du phénotype D.

5) Dominance de *bilineatum* sur *discretum.*

— 2 croisements seulement ont réussi entre Bl et ont donné naissance à 73 Bl et 23 D, selon une proportion 3 : 1.

— 10 croisements entre ♀♀ Bl et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D et ♂♂ Bl) ont produit 405 jeunes se répartissant en 195 Bl et 210 D, en parfait accord avec le rapport 1 : 1.

Le phénotype *bilineatum* apparaît donc comme déterminé par un gène *Bl,* qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de de la formation des deux bandes marginales blanches caractéristiques du phénotype. L'allèle *bl* de *Bl* permet, à l'état homozygote *blbl,* la réalisation du phénotype D.

6) Dominance de *inversum* sur *discretum.*

— 1 ♀ I croisée avec 1 ♂ D a fourni 69 I.

— 3 croisements entre ♀♀ I et ♂♂ I ont donné 102 I et 29 D, selon des proportions ne différant pas significativement du rapport 3 : 1.

— Les descendances de 2 ♀♀ I récoltées après fécondation et de 6 croisements réalisés entre ♀♀ I et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ I) se composaient de 171 I et de 168 D, en parfait accord avec le rapport 1 : 1.

Ces résultats s'interprètent de la manière la plus immédiate en supposant que les individus *inversum* possèdent dans leur génome un gène *I,* dominant et autosomique, qui permet, à l'état homozygote ou hétérozygote, la réalisation du phénotype I. L'allèle récissif *i* de *I,* à l'état homozygote *ii,* permet la réalisation du phénotype D.

7) Dominance de *signatum* sur *discretum.*

Les 3 ♀♀ S trouvées à Pirou ont été croisées au Laboratoire avec des ♂♂ D; les descendances qui en sont issues se composaient de 52 S et de 55 D, selon un rapport 1 : 1.

— Des S de F1 ont été utilisés dans des croisements de deux types :

- 3 ♀♀ S croisées avec des ♂♂ S ont donné des S et des D en proportion 3 : 1 (72 S pour 26 D);

• des ♀♀ S croisées avec des ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ S) ont donné 105 S et 101 D, pour 5 descendances, selon une proportion 1 : 1.

— 2 ♀♀ S de la première catégorie de F2 croisées avec des ♂♂ D ont produit 51 S.

Comme pour les autres phénotypes, ces résultats s'interprètent tout simplement en admettant que le phénotype *signatum* est déterminé par un gène *S*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote dans le génome des individus S. L'allèle récessif *s* de *S* permet, à l'état homozygote *ss*, la réalisation du phénotype D.

8) Récessivité des *discretum*.

Les résultats relatifs à la dominance des différents gènes de structure sur *discretum* sont confirmés par les descendances de ♀♀ D récoltées après fécondation ou croisées au Laboratoire avec des ♂♂ de même phénotype :

— 14 ♀♀ D recueillies ovigères ont donné 667 D.

— 12 croisements entre D ont produit 541 D.

II. *Étude de la série* nigrum, album *et* rubrum.

1) Dominance de ces gènes par rapport à l'allèle responsable de la pigmentation jaunâtre fondamentale.

a) Dominance de *nigrum*.

— 1 ♀ NL fécondée par 1 ♂ D jaune a donné 63 NL.

— 2 ♀♀ NL croisées avec des ♂♂ D jaunes ont donné 60 NL et 52 ND.

— 1 ♀ Bm jaune fécondée par 1 ♂ ND a fourni 28 NBm.

— 1 ♀ NI croisée par 1 ♂ D jaune a produit 18 NI et 20 ND.

— 4 croisements entre ♀♀ ND et ♂♂ ND ont produit 87 ND et 24 D jaunes, chiffres qui ne diffèrent pas d'une proportion mendélienne 3 : 1.

— 6 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ ND et ♂♂ D jaunes (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D

jaunes × ♂♂ ND) ont conduit à 127 ND et 124 D jaunes, en plein accord avec le rapport 1 : 1.

L'ensemble de ces résultats conduit à admettre l'existence d'un gène *N*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote dans le génome des individus de phénotype *nigrum*. L'allèle récessif *n* de *N* permet, à l'état homozygote *nn*, la réalisation de la pigmentation jaunâtre fondamentale.

b) Dominance d'*album*.

— 1 ♀ AD fécondée par 1 ♂ D jaune a fourni 34 AD.

— Des ♀♀ AD fécondées par des ♂♂ AD ont donné :

- soit uniquement des AD (230 AD pour 5 descendances);
- soit des AD et des D jaunes, en proportions ne différant pas du rapport mendélien 3 : 1 (112 AD et 44 D jaunes pour 5 descendances).

— 3 croisements réalisés entre ♀♀ AD et ♂♂ D jaunes (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ AD) ont conduit à 55 AD et 56 D jaunes, en parfait accord avec la proportion 1 : 1.

Le phénotype *album* apparaît donc comme déterminé par un gène *A*, dominant et autosomique, qui à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la coloration blanche ou cendrée des individus *album*. Son allèle récessif *a*, à l'état homozygote *aa*, permet la réalisation de la pigmentation normale du corps.

Il faut noter que, dans certains cas, le phénotype *album* ne semble pas complètement dominant et ne masque pas totalement la pigmentation jaunâtre normale. Les individus présentent alors un reflet plus ou moins uniforme jaune clair. Mais, en raison notamment de la résistance particulièrement faible des *album* en élevage, les croisements entrepris dans le but d'analyser ce problème n'ont donné que des résultats très fragmentaires. Il est seulement possible d'émettre quelques hypothèses. Les *album* pourvus de traces de pigment jaune pourraient représenter les hétérozygotes et les *album* sans aucune trace de pigment jaune, les homozygotes *AA*. On ne peut d'ailleurs écarter l'hypothèse de la présence d'un gène modificateur lié à *album* ou de l'intervention d'effets de pénétrance et d'expressivité.

c) Dominance de *rubrum*.

— 4 croisements entre RD ont donné 84 RD et 26 D jaunes, selon une proportion ne différant pas du rapport 3 : 1.

— 2 ♀♀ RD fécondées par 1 ♂ D jaune ont donné 41 RD et 36 D jaunes, selon un rapport 1 : 1.

Ces quelques résultats montrent que le phénotype *rubrum* est déterminé par un gène *R*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote dans le gènome des individus. L'allèle récessif *r* de *R* permet, à l'état homozygote *rr*, la pigmentation normale jaunâtre du corps.

d) Récessivité de l'allèle responsable de la pigmentation jaune.

Les résultats acquis sur la dominance des trois gènes de coloration sont confirmés par les descendances de croisements réalisés entre individus de teinte fondamentale.

— Indépendamment des phénotypes de structure, 1 182 jeunes, de couleur jaune, sont nés de 26 croisements entre individus présentant la pigmentation fondamentale.

2) Liaison des gènes *nigrum*, *album* et *rubrum*.

a) Relation des gènes *album* et *nigrum*.

α) Dominance (ou épistasie) *d'album* sur *nigrum*.

— 4 ♀♀ D jaunes croisées avec des ♂♂ AD ont donné moitié de AD et moitié de ND : 117 AD pour 121 ND.

— 1 ♀ AD fécondée par 1 ♂ ND a donné 16 AD, 8 ND et 8D jaunes.

Ces résultats suffisent à démontrer la dominance (ou l'épistasie) du gène *A* sur le gène *N*. Dans les cas favorables, un tri minutieux permet de séparer les *album* typiques des hybrides *album-nigrum* qui apparaissent d'un blanc à reflets légèrement gris-bleuté.

β) Liaison (ou allélisme) des gènes *A* et *N*.

L'absence de D jaunes dans les descendances des 4 ♀♀ D jaunes permet d'émettre l'hypothèse de la liaison (ou de l'allélisme) des gènes

A et *N*, hypothèse que vient d'ailleurs étayer l'analyse des croisements suivants :

— 1 ♀ D jaune croisée avec 1 ♂ AL a donné 11 AD pour 10 NL.

— 1 ♀ D jaune croisée avec 1 ♂ AS a donné 10 AD pour 14 NS.

— 1 ♀ AI croisée avec 1 ♂ D jaune a donné 23 AD pour 25 NI.

Non seulement ces résultats confirment la liaison des gènes *A* et *N*, mais ils montrent que les gènes structuraux considérés sont liés à ces deux gènes de nature des pigments.

b) Relation des gènes *rubrum* et *nigrum*.

α) Dominance (ou épistasie) de *rubrum* sur *nigrum*.

— 2 ♀♀ RD fécondées dans la nature ont donné 169 RD.

— 7 croisements effectués entre ♀♀ ND et ♂♂ RD (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ RD × ♂♂ ND) ont produit 203 RD pour 178 ND.

— 2 ♀♀ ND croisées avec 2 ♂♂ RD ont donné 87 RD, 45 ND et 52 D jaunes.

Ces descendances prouvent la dominance (ou l'épistasie) de *rubrum* sur *nigrum*. Les hybrides *rubrum-nigrum*, qu'il est difficile de distinguer sûrement des *rubrum* typiques, présentent pourtant une teinte plus violacée, un peu lie-de-vin.

β) Liaison (ou allélisme) des gènes *R* et *N*.

— 2 ♀♀ RD croisées avec 2 ♂♂ D jaunes ont donné 34 RD pour 30 ND.

— 2 ♀♀ RBm fécondées par des ♂♂ D jaunes ont donné 31 RD pour 29 NBm.

— 1 ♀ D jaune croisée avec 1 ♂ RI a produit 14 RD pour 16 NI.

Ces résultats, qui confirment la dominance de *R* sur *N*, montrent que ces gènes *rubrum* et *nigrum* sont soit des allèles d'un même gène, soit des gènes distincts mais étroitement liés. La liaison des gènes de structure en présence et des gènes de coloration se trouve également confirmée.

c) Relation des gènes *rubrum* et *album*.

α) Dominance (ou épistasie) de *rubrum* sur *album*.

— 1 ♀ RD fécondée par 1 ♂ AD a donné 22 RD, 13 AD et 12 D jaunes.

— 2 ♀♀ RL croisées avec des ♂♂ AD ont donné 42 RD, 25 AL et 21 NL.

Si on fait abstraction des phénotypes structuraux auxquels ils sont associés, on voit que les *rubrum* sont statistiquement 2 fois plus nombreux que les *album*. Il est donc évident que le gène *R* est dominant (ou épistatique) sur le gène *A*. Il est parfois possible d'identifier les hybrides *rubrum-album* des *rubrum* typiques par leur pigmentation plus uniforme d'un rouge terne.

β) Liaison (ou allélisme) des gènes *R* et *A*.

Les gènes *R* et *A*, tous deux liés au même gène *N*, sont liés entre eux, comme le prouve, d'ailleurs, la descendance du croisement suivant :

— 1 ♀ D hybride pour R et A fécondée par 1 ♂ L jaune a donné : 12 RL, 14 RD, 10 AL et 15 AD.

L'absence de tout individu à pigmentation récessive dans les descendances des croisements qui ont montré la liaison des gènes de coloration entre eux conduit à envisager l'hypothèse de l'allélisme des gènes *nigrum*, *album* et *rubrum*, ceux-ci représenteraient alors une série d'allèles multiples, ce qui permettrait de conclure à une dominance simple de ces facteurs, énumérés dans l'ordre d'une dominance croissante.

Il est cependant impossible d'écarter totalement une autre hypothèse, celle de gènes épistatiques étroitement liés, mais distincts, étudiés dans l'ordre d'une épistasie croissante.

III. *Liaison des gènes de structure et des gènes de nature des pigments.*

Les résultats précédemment acquis ont montré que, pour chaque couple considéré, il n'y a pas ségrégation indépendante entre les facteurs responsables de la nature et de la répartition des pigments. Toute une série d'autres croisements ont été effectués dans le but de vérifier

directement la liaison des gènes de structure et des gènes de coloration. Les hybrides nécessaires à l'étude des relations entre les différents gènes ont été prélevés directement dans la nature ou proviennent de croisements initiaux réalisés dans ce but.

1) Liaison avec le gène *nigrum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *nigrum-bimaculatum*. — 1 ♀ Bm jaune croisée avec 1 ♂ ND et 1 ♀ ND croisée avec 1 ♂ Bm jaune ont donné : 50 NBm, 40 Bm jaunes, 44 ND et 42 D jaunes.

— Hybrides *nigrum-lineatum*. — 2 ♀♀ L jaunes fécondées par 1 ♂ ND et 1 ♀ ND croisée avec 1 ♂ L jaune ont donné : 54 NL, 50 L jaunes, 46 ND et 48 D jaunes.

— Hybrides *nigrum-flavolineatum*. — 1 ♀ ND croisée avec 1 ♂ Lf jaune a donné : 12 NLf, 16 Lf jaunes, 11 ND et 13 D jaunes.

— Hybrides *nigrum-bilineatum*. — 1 ♀ ND fécondée par 1 ♂ Bl jaune a produit 7 NBl, 9 Bl jaunes, 9 ND et 6 D jaunes.

— Hybrides *nigrum-inversum*. — 1 ♀ I jaune croisée avec 1 ♂ ND a donné 6 NI, 9 I jaunes, 11 ND et 13 D jaunes.

— Hybrides *nigrum-signatum*. — 2 ♀♀ ND fécondées par 1♂ S jaune ont donné 17 NS, 15 S jaunes, 18 ND et 14 D jaunes.

Les phénotypes hybrides présentent, dans la teinte noire, les dessins structuraux correspondants qui tranchant d'autant plus nettement que la pigmentation noire est accusée. A l'exception des *nigrum-flavolineatum* et des *nigrum-pseudolineatum* qui ne se réalisent que progressivement au cours de la croissance, les phénotypes hybrides sont aisément repérables dès la naissance.

b) Relation des gènes de structure et de *nigrum*.

— Liaison de *nigrum* et de *bimaculatum*. — 3 portées obtenues à partir de croisements réalisés entre hybrides NBm et D jaunes ont donné 40 Bm jaunes et 45 ND.

— Liaison de *nigrum* et de *lineatum*. — Les différents croisements réalisés entre ♀♀ NL et ♂♂ D jaunes (ou les croisements réciproques : ♀♀ D jaunes × ♂♂ NL) ont donné :

60 NL et 53 ND pour deux descendances;

96 NL et 82 D jaunes pour 6 descendances;

68 L jaunes et 65 ND pour 3 descendances;

34 NL, 43 D jaunes et 1 ND pour un croisement.

— Liaison de *nigrum* et de *flavolineatum*. — 1 ♀ NLf fécondée par 1 ♂ D jaune a donné 30 Lf jaune et 35 ND.

— Liaison de *nigrum* et de *pseudolineatum*. — 2 ♀♀ NLp récoltées dans la nature après fécondation, probablement par des ♂♂ D jaunes, ont donné 46 NLp et 46 D jaunes.

— Liaison de *nigrum* et de *bilineatum*. — 1 seule descendance obtenue à partir d'un croisement entre 1 ♀ NBl prélevée dans la nature et 1 ♂ D jaune se composait de 26 NBl et de 22 D jaunes.

— Liaison de *nigrum* et d'*inversum*. — 1 ♀ NI fécondée par 1 ♂ D jaune a donné 18 NI et 20 ND; 3 croisements réalisés entre ♀♀ NI et ♂♂ D jaunes (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ NI) ont donné 46 I jaunes et 59 ND; 1 ♀ D jaune fécondée par 1 ♂ NIL a donné 29 NI et 31 L jaunes.

— Liaison de *nigrum* et de *signatum*. — 2 ♀♀ NS fécondées par des ♂♂ D jaunes ont respectivement donné naissance à :

8 S jaunes, 12 ND et 1 D jaune;

25 NS, 27 D jaunes, 4 S jaunes et 3 ND.

2) Liaison avec le gène *album*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *album-bimaculatum*. — 2 croisements entre ♀♀ Bm jaunes et ♂♂ AD ont donné, pour un total de 88 descendants, 22 ABm, 20 Bm jaunes, 20 AD et 26 D jaunes.

— Hybrides *album-lineatum*. — 1 ♀ AD croisée avec 1 ♂ L jaune a donné 20 AL, 22 L jaunes, 17 AD et 14 D jaunes; une autre ♀ AD fécondée par 1 ♂ NL a produit 12 Al, 14 NL, 14 AD et 15 ND.

— Hybrides *album-flavolineatum*. — 1 ♀ Lf jaune croisée avec 1 ♂ AD a donné naissance à 16 ALf et 17 AD; le croisement d'1 ♀ AD avec 1 ♂ Lf jaune a fourni 5 ALf, 5 Lf jaunes, 6 AD et 4 D jaunes.

— Hybrides *album-pseudolineatum*. — 1 croisement réalisé entre 1 ♀ Lp jaune et 1 ♂ AD a donné à lui seul 26 ALp et 30 AD.

— Hybrides *album-bilineatum.* — D'1 croisement entre 1 ♀ Bl jaune et 1 ♂ AD sont nés 15 ABl, 16 Bl jaunes, 13 AD et 12 D jaunes.

— Hybrides *album-inversum.* — 3 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ I jaunes et ♂♂ AD ont produit, au total, 25 AI, 34 I jaunes, 28 AD et 23 D jaunes.

A la naissance, les hybrides avec *album* apparaissent assez uniformément blanchâtres et leur séparation d'avec des *album* purs s'avère très délicate. Ce n'est qu'au cours des premiers stades que les différents phénotypes de structure se dessinent plus ou moins nettement sur la teinte de fond blanc-jaunâtre ou blanc cendré. Les *album-inversum* présentent une dépigmentation particulièrement poussée et, parfois, seule l'analyse génétique permet de mettre en évidence la présence du gène *I* à l'état homozygote ou hétérozygote.

b) Relation des gènes de structure et d'*album.*

— Liaison d'*album* et de *bimaculatum.* — 64 Bm jaunes et 65 AD sont nés de 3 croisements réalisés entre ♀♀ ABm et ♂♂ D jaunes.

— Liaison d'*album* et de *lineatum.* — 1 ♀ ND croisée avec 1 ♂ AL a donné 20 Al, 10 ND et 12 D jaunes; 5 descendances nées de croisements effectués entre ♀♀ AL et ♂♂ D jaunes (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ AL) ont donné 116 L jaunes pour 126 AD; 1 ♀ Bm jaune fécondée par 1 ♂AL a produit 17 LBm jaunes, 16 L jaunes, 16 ABm et 17 AD.

— Liaison d'*album* et de *flavolineatum.* — 7 croisements entrepris entre ♀♀ ALf et ♂♂ D jaunes (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ ALf) ont donné naissance à 149 Lf jaunes et 139 AD; 3 ♀♀ ALf, récoltées dans la nature, et croisées avec des ♂♂ D jaunes ont respectivement donné : 19 ALf pour 27 Lf jaunes, 19 ALf pour 14 AD et 21 ALf pour 22 ND.

— Liaison d'*album* et de *pseudolineatum.* — 53 NLp et 61 AD sont nés de 3 croisements réalisés entre ♀♀ ALp et ♂♂ D jaunes.

— Liaison d'*album* et de *bilineatum.* — 2 croisements réussis entre ♀♀ D jaunes et ♂♂ ABl ont produit 20 Bl jaunes et 16 AD; 2 autres croisements entre ♀♀ ABl et ♂♂ D jaunes ont donné 20 ABl et 27 D jaunes.

— Liaison d'*album* et d'*inversum*. — 1 ♀ AI fécondée par 1 ♂ D jaune a donné 25 NI pour 23 AD, et 1 ♀ AD croisée avec 1 ♂ AI a fourni 13 AI, 19 NI et 31 AD.

— Liaison d'*album* et de *signatum*. — 1 ♀ ND et 2 ♀♀ D jaunes fécondées par 1 ♂ AS prélevé dans la nature ont respectivement donné : 28 NS et 22 AD pour la ♀ ND, 14 S jaunes et 10 AD pour 1 ♀ D jaune, 25 S jaunes, 24 AD et 2 D jaunes pour l'autre ♀ D jaune.

3) Liaison avec le gène *rubrum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *rubrum-bimaculatum*. — 3 descendances issues de croisements entre ♀♀ Bm jaunes et ♂♂ RD ont conduit à 34 RBm, 32 Bm jaunes, 28 RD et 30 D jaunes; 1 ♀ RD fécondée par 1 ♂ NBm a produit 24 RBm, 18 NBm, 16 RD et 20 D jaunes.

— Hybrides *rubrum-lineatum*. — 2 ♀♀ L jaunes croisées avec 1 ♂ RD a donné 33 Rl, 38 NL 37 RD et 41 ND.

— Hybrides *rubrum-bilineatum*. — La descendance obtenue d'un croisement réalisé entre 1 ♀ RD et 1 ♂ NBl comprenait 10 RBl, 9 NBl, 12 RD et 7 ND.

— Hybrides *rubrum-inversum*. — 2 croisements effectués entre ♀♀ NI et ♂♂ RD ont donné 99 jeunes se répartissant en 27 RI, 26 NI, 23 RD et 23 ND.

— Hybrides *rubrum-signatum*. — 2 ♀♀ NS fécondées par 1 ♂ RD ont respectivement donné naissance à 6 RS, 6 NS, 6 RD et 5 ND et à 17 RS et 15 NS.

Les hybrides avec *rubrum* possèdent, dans les tons rouges, le dessin normal des phénotypes structuraux correspondants, les parties blanches restant généralement inchangées. Chez certains *inversum*, cependant, on retrouve la teinte rougeâtre sur les zones habituellement blanches. La dominance du gène *R* ne se manifestant qu'à un stade tardif de la croissance, il est nécessaire d'attendre quelques semaines pour effectuer, en toute sécurité, le tri des descendances comportant ce phénotype. Sur des individus matures, seule demeure très délicate la distinction des *rubrum-flavolineatum* d'avec des *rubrum* typiques.

b) Relation des gènes de structure et de *rubrum*.

— Liaison de *rubrum* et de *bimaculatum*. — 2 descendances nées de croisements réalisés entre ♀♀ RBm et ♂♂ D jaunes ont donné 29 NBm et 31 RD; 1 ♀ RBm fécondée par 1 ♂ D jaune a fourni 15 Bm jaunes et 15 RD.

— Liaison de *rubrum* et de *lineatum*. — 4 descendances issues de croisements effectués entre ♀♀ RL et ♂♂ D jaunes (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ RL) ont produit 165 jeunes se répartissant en 81 NL et 84 RD; 1 ♀ D jaune croisée avec 1 ♂ RL a donné 34 L jaunes et 32 RD.

— Liaison de *rubrum* et de *flavolineatum*. — 1 seule descendance obtenue à partir d'un croisement entre 1 ♀ RLf et 1 ♂ AD a donné 17 ALf et 13 RAD.

— Liaison de *rubrum* et de *bilineatum*. — 1 ♀ D jaune fécondée par 1 ♂ RBl a produit 17 Bl jaunes et 23 RD.

— Liaison de *rubrum* et d'*inversum*. — 4 descendances issues de croisements entre ♀♀ RI et ♂♂ D jaunes (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D jaunes × ♂♂ RI) ont donné 75 I jaunes et 67 RD; 1 ♀ D jaune croisée avec 1 ♂ RI et 1 ♀ RI croisée avec 1 ♂ D jaune ont donné, au total, 44 NI et 36 RD.

— Liaison de *rubrum* et de *signatum*. — 1 seul croisement réalisé entre 1 ♀ D jaune et 1 ♂ RS a donné 22 NS et 26 RD.

L'ensemble des résultats acquis sur la relation des gènes de structure et des gènes de nature des pigments élimine l'interprétation suivant laquelle *rubrum, album, nigrum* et la série *bimaculatum, lineatum, flavolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum* et *signatum* dépendraient de couples d'allèles portés par des chromosomes non homologues. Dans ce cas, en effet, pour chaque couple de caractère considéré, une ségrégation indépendante aurait fait apparaître en quantité égale quatre phénotypes dans les descendances de tels croisements.

La concordance de l'ensemble des données ainsi acquises confirme, au contraire, pleinement l'hypothèse selon laquelle les gènes de couleur et les gènes responsables des phénotypes structuraux seraient liés et distincts, situés en des loci très voisins.

Cette opinion est étayée par l'analyse de nombreuses descendances

de croisements réalisés, dans les deux sens, entre hybrides et doubles récessifs. Certaines d'entre elles, en effet, ne renferment que des hybrides et des *discretum* jaunes en nombre statistiquement égaux. Les quatre descendances rappelées ci-dessous témoignent également que de rares crossing-over peuvent se produire et démontrent que les gènes en présence occupent bien des loci distincts.

1) ♀ NL × ♂ D jaune = 34 NL + 43 D jaunes + 1 ND

2) ♀ NS × ♂ D jaune = 8 S jaunes + 12 ND + 1 D jaune

3) ♀ NS × ♂ D jaune = 25 NS + 27 D jaunes + 4 S jaunes + 3 ND

4) ♀ D jaune × ♂ AS = 25 S jaunes + 24 AD + 2 D jaunes.

IV. *Liaison des différents gènes de structure entre eux.*

La liaison des gènes de structure avec les gènes *rubrum, album* et *nigrum*, également liés entre eux, suffit à établir, par voie de conséquence, la liaison des gènes *bimaculatum, lineatum, flavolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum* et *signatum*. L'analyse des descendances de toute une série d'autres croisements permet, cependant, de donner à la démonstration de cette déduction une forme classique.

1) Liaison du gène *bimaculatum* et des gènes *lineatum, flavolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum* et *signatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *bimaculatum-lineatum* (Pl. II, fig. 2). — 10 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ L (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ L × ♂♂ Bm) ont donné, pour un total de 556 descendants, 135 BmL, 136 Bm, 134 L et 151 D.

— Hybrides *bimaculatum-flavolineatum*. — 1 croisement entre 1 ♀ Bm et 1 ♂ Lf a fourni à lui seul 65 jeunes, répartis également entre 4 phénotypes : 14 BmLf, 17 Bm, 15 Lf et 19 D.

— Hybrides *bimaculatum-pseulineatum* (Pl. III, fig. 3). — 5 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ Bm et ♂♂ Lp (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ Lp × ♂♂ Bm) ont conduit à 66 BmLp, 74 Bm, 79 Lp et 71 D.

— Hybrides *bimaculatum-inversum.* — 1 ♀ Bm fécondée par 1 ♂ I a donné 15 BmI et 10 Bm; 2 croisements réalisés entre ♀♀ Bm et ♂♂ I et un croisement entre 1 ♀ I et 1 ♂ Bm ont donné 175 descendants répartis en 49 BmI, 44 Bm, 49 I et 33 D.

— Hybrides *bimaculatum-signatum.* — 2 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ S ont produit 25 BmS, 27 Bm, 27 S et 31 D.

Les phénotypes hybrides présentent tous les deux plages blanches caractéristiques des *bimaculatum*, auxquelles se superposent les dessins structuraux des autres phénotypes. Les deux gènes en présence réalisent partiellement leur dominance lorsqu'ils sont simultanément présents dans un même génome.

b) Relation du gène *Bm* et des gènes *L, Lf, Lp, Bl, I* et *S.*

— Liaisons de *bimaculatum* et de *lineatum.* — 15 portées obtenues à partir de croisements réalisés entre ♀♀ BmL et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ BmL) comprenaient 294 Bm et 303 L; 4 croisements effectués entre hybrides BmL prélevés dans la nature et D ont conduit à 145 BmL et 144 D.

— Liaison de *bimaculatum* et de *flavolineatum.* — 2 ♀♀ BmLf prélevées dans la nature et fécondées par des ♂♂ D ont respectivement donné naissance à 12 BmLf et 16 Lf et à 28 BmLf et 23 D, tandis qu'une autre ♀ de même phénotype croisée avec 1 ♂ D a produit 44 Bm et 50 Lf; de même, d'une ♀ D fécondée par 1 ♂ BmLf sont nés 33 Bm 26 Lf et 1 BmLf.

— Liaison de *bimaculatum et de pseudolineatum.* — 2 croisements entre ♀♀ BmLp et ♂♂ D et 1 croisement entre 1 ♀ D et 1 ♂ BmLf ont donné, au total, 120 jeunes se répartissant en 59 Bm et 61 Lp.

— Liaison de *bimaculatum* et de *bilineatum.* — 1 seul croisement réussi entre 1 ♀ BmBl et 1 ♂ D a donné 19 Bm et 16 Bl.

— Liaisons de *bimaculatum* et d'*inversum.* — 5 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ BmI et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précedédents : ♀♀ D × ♂♂ BmI) ont donné, pour un total de 218 jeunes, 106 Bm et 112 I

— Liaison de *bimaculatum* et de *signatum.* — 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ BmS a produit 17 Bm et 15 S.

2) Liaison du gène *lineatum* et des gènes *flavolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum* et *signatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *lineatum-pseudolineatum*. — 5 portées obtenues à partir de croisements effectués entre ♀♀ L et ♂♂ Lp (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ Lp × ♂♂ L) comportaient 103 L, 42 Lp et 47 D.

— Hybrides *lineatum-bilineatum*. — 1 croisement entre 1 ♀ L et 1 ♂ Bl et 2 croisements entre ♀♀ Bl et ♂♂ L ont donné, pour un total de 183 jeunes, 45 LBl, 43 L, 51 Bl et 44 D.

— Hybrides *lineatum-inversum*. — 1 ♀ I fécondée par 1 ♂ L a produit 18 LI et 24 I, et 2 croisements entre ♀♀ L et ♂♂ I ont donné 36 LI, 27 L, 27 I et 23 D.

— Hybrides *lineatum-signatum*. — 2 ♀♀ L croisées avec 1 ♂ S ont donné 21 LS, 24 L, 19 S et 27 D.

Le rapport : 2 L pour 1 Lp et 1 D, observé dans les descendances de croisements réalisés entre L et Lp, montre la dominance (ou l'épistasie) complète du gène *L* sur le gène *Lp*; il est impossible, en effet, malgré un tri minutieux, de séparer les *lineatum* typiques des individus *lineatum-pseudolineatum*. Les autres catégories d'hybrides sont, au contraire, facilement identifiables, tout au moins au bout de quelques semaines, car les gènes en présence manifestent simultanément leurs potentialités dans la réalisation des phénotypes mixtes, qui présentent en commun la bande médio-dorsale blanche des *lineatum*.

b) Relation du gène *L* et des gènes *Lf, Lp, Bl, I* et *S*.

— Liaison de *lineatum* et de *flavolineatum*. — 6 croisements réalisés entre ♀♀ LLf et ♂♂ D ont conduit aux descendances suivantes : 87 L et 94 Lf pour 4 croisements; 26 LLf et 22 D, pour 1 croisement; 24 L, 28 Lf et 2 LLf pour 1 croisement.

— Liaison de *lineatum* et de *pseudolineatum*. — 2 croisements effectués entre D et individus phénotypiquement L provenant des croisements initiaux entre L et Lp ont conduit à la naissance de 48 L et de 52 Lp.

— Liaison de *lineatum* et de *bilineatum*. — Les deux descendances obtenues à partir de ♀♀ LBl croisées avec des ♂♂ D comprenaient au total 46 L pour 39 Bl.

— Liaison de *lineatum* et *d'inversum*. — 13 croisements entre ♀♀ LI et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ LI) ont donné 598 jeunes se répartissant en 302 L pour 296 I; d'autre part, 1 ♀ LI fécondée par 1 ♂ D a donné 53 L, 45 I, 1 LI et 1 D.

— Liaison de *lineatum* et de *signatum*. — 2 ♀♀ D croisées avec 1 ♂ LS ont produit 33 L pour 28 S.

3) Liaison du gène *flavolineatum* et des gènes *inversum* et *signatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Les croisements tentés entre Lf et Lp, Bl et I en vue de l'obtention d'hybrides nécessaires à l'étude directe des relations entre les gènes responsables des phénotypes considérés ont échoué, les femelles étant mortes avant d'avoir produit de descendance.

— Hybrides *flavolineatum-signatum*. — 1 ♀ Lf croisée avec 1 ♂ S a donné 11 LfS, 9 Lf, 8 S et 13 D.

Les hybrides *flavolineatum-inversum*, recueillis dans la nature, et les hybrides *flavolineatum-signatum* présentent le dessin de structure des *inversum* et des *signatum*, auquel se superpose la bande médio-dorsale jaune des *flavolineatum*, quelque peu masquée cependant sur les premiers segments thoraciques des *flavolineatum-inversum*.

b) Relation du gène *Lf* et des gènes *I* et *S*.

— Liaison de *flavolineatum* et d'*inversum*. — 3 croisements ont été réalisés entre ♀♀ LfI recueillies dans la nature et ♂♂ D; 1 ♀ a donné 28 I pour 16 Lf; une autre a produit 25 LfI pour 27 D; la troisième a fourni 50 LfI, 44 D, 1 Lf et 1 I.

— Liaison de *flavolineatum et de signatum*. — 1 croisement réussi entre 1 ♀ D et 1 ♂ LfS a donné 19 Lf pour 21 S.

4) Liaison du gène *pseudolineatum* et du gène *inversum*.

a) Obtention d'hybrides *pseudolineatum-inversum*.

1 ♀ Lp fécondée par 1 ♂ I et 1 ♀ I croisée avec 1 ♂ Lp ont donné, au total, 31 LpI, 31 Lp, 29 I et 28 D.

Les hybrides *pseudolineatum-inversum* se distinguent des *inversum* typiques par la présence du complexe de la bande médio-dorsale des *pseudolineatum* dont ils diffèrent essentiellement par le grand écusson du pléotelson.

b) Relation du gène *Lp* et du gène *I*.

3 ♀♀ LpI croisées avec des ♂♂ D ont donné des Lp et des I en quantité statistiquement égale : 47 Lp pour 43 I.

5) Liaison du gène *bilineatum* et des gènes *inversum* et *signatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *bilineatum-inversum*. — 1 ♀ I fécondée par 1 ♂ Bl a donné naissance à 14 BlI, 9 Bl, 12 I et 12 D.

— Hybrides *bilineatum-signatum*. — 1 ♀ Bl croisée avec 1 ♂ S a produit 5 BlS, 3 Bl, 7 S et 4 D.

Les hybrides *bilineatum-inversum* et *bilineatum-signatum* présentent un phénotype intermédiaire entre ceux des parents, encore qu'ils apparaissent très voisins des *inversum* et des *signatum* typiques, dont ils ne diffèrent que par la présence des bandes marginales blanches des *bilineatum*.

b) Relation du gène *Bl* et des gènes *I* et *S*.

— Liaison de *bilineatum* et d'*inversum*. — 1 descendance obtenue à partir d'un croisement entre 1 ♀ D et 1 ♂ BlI a produit 22 Bl et 17 I.

— Liaison de *bilineatum* et de *signatum*. — 1 croisement réussi entre 1 ♀ BlS et 1 ♂ D a donné 8 Bl et 12 S.

6) Liaison du gène *inversum* et du gène *signatum*.

a) Obtention d'hybrides *inversum-signatum*.

2 ♀♀ I croisées avec 1 ♂ S ont donné 59 jeunes répartis en 15 IS, 15 I, 15 S et 14 D.

Le phénotype des hybrides *inversum-signatum*, qu'on peut également qualifier d'intermédiaire entre ceux des parents, réalise particulièrement le dessin des *inversum* sur le pléotelson, cependant que le dessin des *signatum* est principalement net au niveau des segments thoraciques.

b) Relation du gène *I* et du gène *S*.

— 2 ♀♀ IS croisées avec des ♂♂ D ont donné 25 I pour 24 S. Comme pour toutes les autres séries de croisements analysés, ce résultat établit directement la liaison des gènes *I* et *S*.

Seuls manquent les croisements entre les hybrides LfLp, LfBl, LpBl, LpS et des D, pour que la série des croisements permettant de prouver directement la liaison entre eux des gènes structuraux, considérés deux à deux, soit complète.

La ségrégation indépendante entre les caractères considérés deux à deux aurait entraîné l'apparition de quatre phénotypes également représentés dans les descendances de croisements réalisés entre hybrides et *discretum*. La présence de deux catégories phénotypiques seulement dans chacune des séries conduit au contraire à considérer que les gènes *Bm, L, Lf, Lp, Bl, I* et *S* sont liées entre eux.

Les résultats de certaines descendances conduisent, en effet, à écarter l'hypothèse d'une série d'allèles multiples, et prouvent, au contraire, que les gènes de structure sont bien distincts, mais très étroitement liés :

— Des croisements entre D et hybrides BmL, BmLf, LLf et LfI ont, en effet, donné naissance à des D et des hybrides BmL, BmLf, LLf et LfI en nombres statistiquement égaux, à l'exclusion de Bm, de L, de Lf et de I.

— Les quatre croisements dont le détail est rappelé ci-dessous prouvent de même que les gènes en présence sont bien distincts, même si le taux de crossing-over qui provoque leur recombinaison est très faible.

1) ♀ D × ♂ BmLf = 33 Bm + 26 Lf + 1 BmLf
2) ♀ LLf × ♂ D = 24 L + 28 Lf + 2 LLf
3) ♀ LI × ♂ D = 53 L + 45 I + 1 LI + 1 D
4) ♀ LfI × ♂ D = 50 LfI + 44 D + 1 Lf + 1 I

V. *Le problème particulier des* bimaculatum *et des* lineatum *à bandes marginales.*

Dans la description des phénotypes, certains *bimaculatum* et *lineatum* ont été signalés comme particuliers en raison de la présence de bandes marginales blanches comparables à celles qui caractérisent le phénotype *bilineatum*. Ces spécimens rappellent de très près les phénotypes hybrides *bimaculatum-bilineatum* et *lineatum-bilineatum*.

Le problème se pose alors de savoir s'ils représentent effectivement de tels hybrides ou si, au contraire, on doit supposer que les gènes *Bm* et *L* sont fondamentalement responsables de ces phénotypes particuliers qui ne différeraient des *bimaculatum* et des *lineatum* typiques que par un gène modificateur lié à *Bm* et *L*, à moins qu'on ne soit en présence de deux allèles, l'un de *Bm* et l'autre de *L*.

Les nombreux croisements réalisés entre *discretum* et ces *bimaculatum* ou *lineatum* « atypiques » n'ont jamais produit que des *discretum* et des *bimaculatum* ou des *lineatum* de ce type à l'exclusion de tout individu *bilineatum*. Il est curieux, d'autre part, de constater que les *bilineatum* demeurent relativement rares dans les populations naturelles alors que ces *bimaculatum* et ces *lineatum* à bandes marginales sont assez abondantes. Quoi qu'il en soit, les résultats actuellement acquis ne permettent pas de trancher entre les solutions proposées et, pour cette raison, les deux catégories de phénotypes ont toujours été considérées comme des *bimaculatum* et des *lineatum* au sens large du mot dans tous les croisements les comportant.

C. — Résumé et conclusions

Chacun des phénotypes *bimaculatum*, *lineatum*, *flavolineatum*, *pseudolineatum*, *bilineatum*, *inversum* et *signatum* diffère des *discretum* par la présence d'un facteur dominant et autosomique dont l'action se manifeste phénotypiquement dans les deux sexes.

Les gènes *N*, *A* et *R*, énumérés dans l'ordre d'une épistasie croissante, sont dominants par rapport au facteur responsable de la colo-

ration normale des phénotypes structuraux; les gènes *N*, *A* et *R*, sont distincts, mais liés et situés en des loci très voisins.

Liés aux gènes *N*, *A* et *R*, les gènes *Bm*, *L*, *Lf*, *Lp*, *Bl*, *I* et *S* sont également distincts, mais très étroitement liés entre eux. Il n'existe pas, sauf entre les facteurs responsables des phénotypes *lineatum* et *pseudolineatum* (*L* est épistatique sur *Lp*) de relation d'épistasie complète entre les différents gènes de structure, les gènes en présence manifestant partiellement leur dominance dans la réalisation du phénotype hybride.

Sans analyser ici, en détail, la diversité du polychromatisme présentée par les différentes populations naturelles, assez clairsemées, de *S. monodi*, nous donnerons simplement quelques informations sur la distribution des phénotypes majeurs dans deux stations normandes où ont été prélevés des échantillons assez importants. Dans toutes les populations, les *discretum* constituent toujours la très grande majorité de l'effectif total.

Population de Pirou.

A l'exception des *pseudolineatum* qui font peut-être totalement défaut, tous les autres phénotypes majeurs ont été rencontrés. Les *lineatum* sont abondants et forment près de 15 %; les *bimaculatum*, les *flavolineatum* et les *inversum* représentent approximativement 5 % chacun; les *bilineatum* sont très rares, et trois *signatum* seulement ont été dénombrés sur plus de 2 000 individus. Parmi les mutants colorés, les *nigrum* constituent plus de 20 %, les *album* environ 12 à 15 % et la fréquence des *rubrum* se situe aux alentours de 8 %.

Population du Luc-sur-Mer.

Cette population a presque totalement été détruite par le froid rigoureux de l'hiver 1962-1963. Quelques individus réapparaissent cependant dans les cailloutis, pendant l'été.

Un prélèvement à la Roque-Mignon, en 1961, a montré que les fréquences des principaux mutants rencontrés étaient, en gros, les suivantes : *lineatum*, 10 %; *pseudolineatum* et *bimaculatum*, 3 %;

inversum, *flavolineatum* et *bilineatum*, 2 %; aucun *signatum* n'a été rencontré. Les *nigrum* représentaient plus de 30 %, les *album*, environ 10 % et les *rubrum* 2 %.

La prospection de nombreuses autres populations permettra vraisemblablement de découvrir de nouveaux phénotypes, non encore inventoriés.

Chapitre VII

POLYCHROMATISME DE *SPHAEROMA BOCQUETI* DAGUERRE DE HUREAUX, HOESTLANDT, LEJUEZ

L'échantillon initial de *S. bocqueti* comprenait une cinquantaine de Sphéromes, récoltés par H. Hoestlandt, à qui je tiens à renouveler mes remerciements les plus sincères. Il renfermait, en mélange avec une majorité de spécimens de teinte plus ou moins uniformément grisâtre ou blanchâtre, des individus particulièrement colorés, ce qui laissait augurer de l'existence d'une gamme exceptionnellement riche de phénotypes pour l'espèce.

Les femelles matures, pour la plupart fécondées dans la nature avant leur récolte, ont été isolées au Laboratoire dès leur réception. Les jeunes qui en sont issus ont fourni le stock d'individus de chaque phénotype, nécessaire à la réalisation des croisements dirigés entre conjoints choisis.

A. — Description du polychromatisme

I. *Polychromatisme structural.*

Neuf types majeurs de répartition des pigments ont été définis dans l'échantillon de population naturelle provenant du Maroc. Ces phénotypes appelés *discretum, bimaculatum, bimaculatum* jaune, *microlineatum, flavolineatum, ornatum, medio-purpureum, unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune seront désignés respectivement par les symboles D, Bm, Bmj, Lm, Lf, O, Mp, Ur et Uj.

1) Le phénotype *discretum* D.

Le phénotype *discretum* (Pl. IV, fig. 1) constituait le type structural le plus simple et le plus fréquent de l'échantillon initial. Il se caractérise par la répar-

tition de concentrations de chromatophores à pigment noir étalé, qui déterminent des taches sombres sur un fond grisâtre ou blanchâtre, parfois rosé ou bleuté, réalisant un aspect moucheté.

La tête est généralement claire à l'exception de lunules marginales sombres qui bordent les yeux. Une bande transversale très pigmentée couvre la partie antérieure du premier segment thoracique libre, dont les marges latérales peuvent prendre un aspect sombre. Les deux segments suivants, souvent clairs, présentent parfois des petites taches noires latérales et sub-médianes. Le quatrième segment thoracique libre porte également des concentrations de pigment sombre qui constituent un élément constant et caractéristique des *discretum*. Les trois derniers segments thoraciques peuvent porter des amas de cinq à six chromatophores à pigment étalé, qui correspondent linéairement aux taches du quatrième segment.

La pigmentation du bloc des premiers segments abdominaux s'accentue dans le sens antéro-postérieur et détermine deux franges sub-médianes sombres qui bordent une plage médiane claire. Les bords latéraux sont généralement bien pigmentés.

Le pléotelson, de teinte claire assez uniforme, s'assombrit dans ses régions latérales et au niveau de deux épis de sa région marginale postérieure.

Bien qu'on ne puisse reconnaître de phénotype uniforme correspondant aux *albicans* de *Sphaeroma serratum*, certains *discretum* apparaissent très clairs, à l'exclusion de la bande transversale sombre du premier segment thoracique libre et de quelques chromatophores à pigment étalé sur le quatrième segment thoracique. D'autres individus sont, au contraire, très pigmentés sur l'ensemble du corps et le pléotelson peut alors présenter un dessin caractéristique.

2) Les phénotypes *bimaculatum*.

a) Le phénotype *bimaculatum* Bm.

Le phénotype *bimaculatum* (Pl. IV, fig. 2) se caractérise par la présence de deux petites plages d'un blanc pur dans le plan de symétrie du corps, plages dont l'étendue et l'emplacement diffèrent assez notablement de celles des *bimaculatum* de *S. monodi*. Une plage antérieure piriforme s'étend sur la région médiane postérieure du premier segment thoracique libre et sur le bord antérieur du second segment. Elle est bordée antérieurement d'une frange très pigmentée. La plage postérieure dessine un trapèze à petite base antérieure au centre du bloc des segments abdominaux fusionnés.

Le pigment guanidique blanc manifeste une grande stabilité et tranche nettement sur la teinte gris-bleuté ou gris-rosé du reste du corps, maculé, par ailleurs, des taches caractéristiques des *discretum* bien tachetés.

b) Le phénotype *bimaculatum* jaune Bmj.

Ce phénotype (Pl. IV, fig. 3 et 4) rappelle de très près le phénotype *bimaculatum* par la présence des deux taches blanches antérieure et postérieure. Il en diffère pourtant par l'existence de territoires à topographie déterminée qui sont colorés en jaune-orangé pur; la tête est entièrement jaune ainsi que la majeure partie des segments abdominaux antérieurs, à l'exception de la plage blanche

médiane frangée latéralement de chromatophores noirs. Certains individus possèdent des amas dissymétriques de chromatophores jaunes sur les différents segments thoraciques, sur le pléotelson et sur les uropodes, le reste du corps demeurant gris-rosé ou gris-bleuté.

D'une façon générale, les jeunes sont peu pigmentés et il est dès lors indispensable d'attendre quelque temps après l'éclosion pour effectuer le tri des portées comportant des *bimaculatum*.

3) Le phénotype *microlineatum* Lm.

Le phénotype *microlineatum* (Pl. V. fig. 1) se définit par la présence d'une bande médio-dorsale blanche assez étroite qui s'étend du premier segment thoracique libre à la partie moyenne du pléotelson. De forme arrondie et légèrement globuleuse sur le premier segment thoracique, elle se rétrécit à partir du second et garde ensuite une largeur constante jusqu'au milieu du pléotelson où elle se dilate faiblement pour s'estomper et disparaître. Elle est soulignée au niveau des quatre premiers segments thoraciques, sur le bloc des segments abdominaux fusionnés et sur la partie antérieure du pléotelson par deux bandes longitudinales de chromatophores noirs. Bien que la bande blanche soit très étroite et peu marquée chez les jeunes, il est pourtant possible d'identifier le phénotype *microlineatum* dès la naissance.

4) Le phénotype *flavolineatum* Lf.

Le phénotype *flavolineatum* (Pl. VI, fig. 1) se caractérise par une bande longitudinale médio-dorsale jaune-orangé qui tranche assez nettement sur la couleur gris ardoise foncé, parfois bleuté, du reste du corps.

La tête porte une grande étoile jaune; un liséré de chromatophores noirs dans la région proximale du premier segment thoracique libre marque une discontinuité entre cette étoile et la bande jaune. Cette bande, assez large et distendue sur le premier segment thoracique libre, garde ensuite une largeur sensiblement constante sur les autres métamères thoraciques et sur le bloc des segments abdominaux antérieurs. Elle s'évase largement au niveau du pléotelson qu'elle recouvre presque complètement, exception faite des régions latérales et de deux épis sub-médians plus ou moins nets, partant de sa marge antérieure et le subdivisant en trois lobes. L'intensité de coloration assez uniforme des grands volets latéraux ne subit pas de changement notable et demeure, chez tous les individus, d'un gris ardoise foncé.

Cette pigmentation caractéristique permet d'identifier facilement les *flavolineatum* dès la naissance, bien que la bande jaune ne se réalise que progressivement au cours de la croissance.

5) Le phénotype *ornatum* O.

Le phénotype *ornatum* (Pl. V, fig. 2) rappelle, par son aspect marbré, résultant de l'opposition de taches blanches et rougeâtres, le phénotype *ornatum* de *S. serratum*. La tête est généralement d'un rouge brun foncé. Cette coloration

se continue sur la partie médiane des cinq premiers segments thoraciques libres et détermine une large bande irrégulière qui décroît progressivement dans le sens antéro-postérieur en figurant un grand triangle inversé. Cette bande s'élargit à nouveau sur le sixième métamère thoracique pour recouvrir totalement le septième segment et le bloc des segments abdominaux fusionnés, dont la région moyenne est toutefois moins intensément pigmentée. Une grande lunule rouge couvre la partie médiane antérieure du pléotelson, dont les bords sont aussi colorés.

Cette description correspond à un *ornatum* moyennement pigmenté, à partir duquel deux tendances principales peuvent se manifester. La première (Pl. V, fig. 3) va dans le sens d'une dépigmentation assez poussée où seules demeurent pigmentées la tête, les parties latérales des segments abdominaux fusionnés et quelques concentrations irrégulières de chromatophores rougeâtres sur les parties latérales et médio-dorsale des divers segments thoraciques. La tendance opposée (Pl. V, fig. 4) va dans le sens d'un envahissement des zones claires au profit des zones rouges. Les individus paraissent alors presque uniformément colorés, à l'exception de quelques plages blanches sur les segments thoraciques, d'un croissant postérieur sur le pléotelson et des uropodes qui demeurent clairs. Il existe naturellement tous les types intermédiaires entre ces deux états extrêmes de pigmentation.

Le phénotype *ornatum* est réalisé précocement d'une façon suffisamment nette pour permettre le tri des portées dès que les jeunes quittent le marsupium maternel.

6) Le phénotype *medio-purpureum* Mp.

Le phénotype *medio-purpureum* (Pl. VI, fig. 2) se reconnaît sans difficulté, sous son aspect le plus fréquent, à la coloration sub-uniforme rouge ou rouge violacé de la partie moyenne de la surface du corps; seuls le pléotelson et une grande lunule frontale restent de couleur claire. Chez tous les *medio-purpureum*, on observe une légère atténuation de coloration selon une étroite bande médio-dorsale d'un blanc rosé, qui court de la lunule frontale au pléotelson. Malgré sa disposition et sa présence constante, cette zone plus claire ne saurait être confondue avec la bande blanche caractéristique du phénotype *microlineatum*.

Des modifications se rencontrent dans la réalisation de ce phénotype : certains individus présentent, en effet, des zones de dépigmentation sur les premiers segments thoraciques libres, ce qui détermine des plages latérales claires d'étendue variable.

Le tri des *medio-purpureum* est généralement réalisable dès la naissance des jeunes.

7) Le phénotype *unimaculatum* rouge Ur.

La caractéristique essentielle du phénotype *unimaculatum* rouge (Pl. VI, fig. 3) est l'existence d'une petite plage médiane blanche de forme trapézoïdale sur le bloc des segments abdominaux fusionnés. Cette plage est bordée latéralement d'une frange de chromatophores noirs, à pigment étalé, qui couvre la partie postérieure du bloc des segments abdominaux fusionnés, dont la partie antérieure est d'un rouge Indien franc. La tête est également pigmentée de chromatophores

rouges. Le reste du corps, plus ou moins sombre suivant le degré de concentration et d'étalement des mélanophores présente, chez certains individus, des chromatophores rouges sur la partie médiane des quatre ou cinq premiers segments thoraciques libres.

8) Le phénotype *unimaculatum* jaune Uj.

La présence d'une petite tache blanche sur la partie médiane du bloc des segments abdominaux antérieurs confère au phénotype *unimaculatum* jaune une certaine analogie avec le phénotype *unimaculatum* rouge. Il en diffère, cependant, par la teinte des chromatophores de la tête et des régions latérales du bloc des métamères abdominaux qui, au lieu d'être rouges, sont d'un jaune orangé assez pur. Le reste du corps présente la coloration des *discretum* où sont bien marquées la bande sombre du bord antérieur du premier segment thoracique libre et les taches noires du quatrième segment thoracique.

Il est souvent nécessaire que les jeunes aient effectué quelques mues pour que les phénotypes *unimaculatum* puissent être classés en toute certitude.

II. *Polychromatisme additionnel.*

Les types structuraux majeurs qui viennent d'être décrits se présentent parfois, en raison de leur association à des facteurs de coloration, sous une teinte différente de la couleur grise au blanchâtre qui caractérise la grande majorité des représentants et qu'on peut qualifier de fondamentale. Deux types de coloration, également réalisés et représentés dans les deux sexes, ont été définis dans ce polychromatisme additionnel : *luteum* Lt et *hesperidum* H.

1) Le phénotype *luteum* Lt.

Le phénotype *luteum* se reconnaît à la teinte orange très accusée due à la présence de chromatophores jaunes répartis uniformément sur toute la surface du corps, les yeux demeurant noirs. La concentration de ces chromatophores masque totalement le dessin caractéristique des *discretum* qui apparaissent alors sous un aspect orange uniforme.

Cette belle teinte orange permet d'identifier facilement le phénotype *luteum* dès la naissance des jeunes.

2) Le phénotype *hesperidum* H.

Le phénotype *hesperidum* se repère beaucoup plus aisément chez les individus très jeunes que chez les *S. bocqueti* plus âgés. Chez les jeunes, les taches noires des *discretum* prennent un aspect marron plus ou moins foncé sur un fond de teinte jaunâtre. Au cours de la croissance, la teinte jaune s'estompe au profit de la

couleur normale grisâtre. Les spécimens de taille moyenne sont encore identifiables par la pigmentation de la tête, presque entièrement jaune et par l'existence de trois bandes longitudinales jaunâtres (une médiane et deux sub-latérales) qui s'étendent sur l'ensemble des métamères thoraciques et des segments abdominaux fusionnés, alors qu'un grand écusson jaune couvre l'extrémité postérieure du pléotelson. Chez les adultes, le phénotype ne peut se déceler que très difficilement : sur un fond de teinte sombre gris-bleuté, on devine encore quelques plages jaunâtres sur le front, sur les bords des segments abdominaux et sur la partie postérieure du pléotelson.

B. — Étude génétique du polychromatisme

Par rapport au phénotype *discretum*, les phénotypes *bimaculatum*, *bimaculatum* jaune, *microlineatum*, *flavolineatum*, *ornatum*, *mediopurpureum*, *unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune sont déterminés par des gènes dominants et autosomiques. Les deux gènes *luteum* et *hesperidum*, responsables du polychromatisme additionnel, sont dominants et autosomiques par rapport au facteur de coloration normale correspondant au phénotype fondamental.

Il sera dès lors possible de montrer la liaison des gènes de structure et des gènes de coloration. Ces liaisons impliquent la liaison des gènes structuraux entre eux, d'une part, et des gènes de couleur entre eux, d'autre part. Je procèderai ensuite à l'analyse de croisements effectués dans le but de vérifier directement la liaison entre eux des gènes de pigmentation et des gènes structuraux.

I. *Dominance des gènes de structure par rapport à* discretum.

1) Dominance de *bimaculatum* sur *discretum*.

— 3 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ Bm ont donné, pour un total de 127 jeunes, 93 Bm et 34 D, selon une proportion 3 : 1.

— Les croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Bm) ont donné naissance, pour 22 descendances, à 464 Bm et 460 D, en plein accord avec la proportion 1 : 1.

Un gène *bimaculatum Bm*, dominant et autosomique, détermine à l'état homozygote ou hétérozygote le phénotype Bm. L'allèle récessif

bm de *Bm*, à l'état homozygote *bmbm*, permet la réalisation du phénotype D.

2) Dominance de *bimaculatum* jaune sur *discretum*.

— 3 croisements entre ♀♀ Bmj et ♂♂ Bmj ont donné 64 Bmj et 21 D, en parfait accord avec le rapport mendélien 3 : 1.

— Des ♀♀ Bmj fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Bmj) ont donné, pour 5 descendances, 112 Bmj et 116 D, selon une proportion 1 : 1.

La réalisation du phénotype Bmj dépend donc de la présence d'un gène *Bmj* dominant et autosomique, à l'état homozygote ou hétérozygote. L'allèle récessif *bmj* de *Bmj* permet, à l'état homozygote *bmjbmj*, la réalisation du phénotype D.

3) Dominance de *microlineatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ Lm a donné 41 Lm.

— 2 ♀♀ Lm croisées avec des ♂♂ D ont fourni 97 Lm.

— Des ♀♀ Lm fécondées par des ♂♂ Lm ont donné naissance, pour 7 croisements, à 236 descendants se répartissant en 183 Lm et 53 D, suivant une proportion ne différant pas significativement du rapport 3 : 1.

— 6 croisements entre ♀♀ Lm et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lm) ont donné 159 Lm et 147 D, suivant une proportion compatible avec le rapport mendélien 1 : 1.

Ces résultats s'interprètent de la manière la plus simple en admettant l'existence d'un gène *Lm*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote dans le génome des individus Lm et qui permet la réalisation de la bande longitudinale blanche. L'allèle récessif *lm* de *Lm*, à l'état homozygote *lmlm*, permet la réalisation du phénotype D.

4) Dominance de *flavolineatum* sur *discretum*.

— 5 croisements entre ♀♀ Lf et ♂♂ Lf ont donné 153 Lf et 51 D, selon un rapport 3 : 1.

— 1 ♀ D fécondée dans la nature a produit 10 Lf et 8 D.

— Des ♀♀ Lf fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lf) ont donné, pour 16 descendances, 329 Lf et 331 D, en plein accord avec le rapport 1 : 1.

Le phénotype *flavolineatum* est donc déterminé par un gène dominant et autosomique *Lf* qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la bande longitudinale jaune. Son allèle récessif *lf* permet, à l'état homozygote *lflf*, la réalisation du phénotype D.

5) Dominance d'*ornatum* sur *discretum*.

— 2 ♀♀ O fécondées par des ♂♂ D ont donné 71 O.

— 3 descendances, issues de croisements réalisés entre ♀♀ O et ♂♂ O, ont fourni 84 O et 28 D, selon une proportion ne différant pas du rapport 3 : 1.

— Des ♀♀ O fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ O) ont conduit à des descendances composées de O et de D, dans une proportion ne s'écartant pas du rapport 1 : 1, soit 432 O et 397 D pour 19 croisements.

Le phénotype *ornatum* apparaît donc comme déterminé par un gène *O* qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la répartition et de la coloration rouge-brique des chromatophores. L'allèle récessif *o* de *O* permet, à l'état homozygote *oo*, la réalisation du phénotype D.

6) Dominance de *medio-purpureum* sur *discretum*.

— 1 ♀ Mp fécondée par 1 ♂ Mp a donné 28 Mp.

— 4 descendances issues de croisements entre ♀♀ Mp et ♂♂ Mp ont donné 87 Mp et 22 D, selon une proportion ne s'écartant pas significativement du rapport 1 : 1.

— Des ♀♀ Mp fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Mp) ont conduit à des descendances composées de Mp et de D, en proportions compatibles avec le rapport mendélien 1 : 1, soit 209 Mp et 236 D pour 9 croisements.

Ces résultats s'interprètent simplement en admettant que le phénotype *medio-purpureum* est déterminé par un gène *Mp*, dominant et autosomique, qui permet, à l'état homozygote ou hétérozygote, la réalisation du phénotype Mp. L'allèle récessif *mp* de *Mp*, à l'état homozygote *mpmp*, est responsable du phénotype D.

7) Dominance d'*unimaculatum* rouge sur *discretum*.

— 1 ♀ Ur croisée avec 1 ♂ Ur a donné 38 Ur.

— 1 ♀ Ur fécondée par 1 ♂ D a donné 32 Ur.

— 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ Ur à fourni 21 Ur.

— Des ♀♀ Ur fécondées par des ♂♂ Ur ont donné 88 jeunes, pour pour 4 croisements, se répartissant en 67 Ur et 21 D, suivant une proportion ne s'écartant pas du rapport mendélien 3 : 1.

— 8 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ Ur et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Ur) ont donné 120 Ur et 132 D, dans des proportions compatibles avec le rapport 1 : 1.

Le phénotype *unimaculatum* rouge dépend de la présence, dans le génome des individus Ur, à l'état homozygote ou hétérozygote, d'un gène *Ur* dominant et autosomique, dont l'allèle récessif *ur*, à l'état homozygote *urur*, permet la réalisation du phénotype D.

8) Dominance d'*unimaculatum* jaune sur *discretum*.

— 4 ♀♀ Uj croisées avec des ♂♂ Uj ont donné naissance à 85 Uj et 31 D, selon la proportion mendélienne 3 : 1.

— 8 croisements réalisés entre ♀♀ Uj et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Uj) ont produit 109 Uj et 87 D, chiffres qui ne diffèrent pas significativement d'une proportion 1 : 1.

Comme pour les autres phénotypes précédemment décrits, ces résultats s'interprètent simplement en admettant l'existence d'un gène *Uj*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote dans le génome des individus Uj. Son allèle récessif *uj*, à l'état homozygote *ujuj*, permet la réalisation du phénotype D.

9) Récessivité des *discretum*.

Les résultats relatifs à la dominance des différents gènes de structure sur *discretum* sont confirmés par les descendances de ♀♀ D recueillies dans la nature après fécondation ou croisées au laboratoire avec des ♂♂ D.

— 7 ♀♀ D récoltées ovigères et isolées au laboratoire ont donné 250 D.

— 22 croisements réalisés entre ♀♀ D et ♂♂ D ont fourni uniquement des D, soit 782 D au total.

II. *Étude des gènes de nature des pigments* : luteum *et* hesperidum.

1) Dominance par rapport au facteur responsable de la pigmentation fondamentale.

a) Dominance de *luteum*.

— 4 croisements réalisés entre ♀♀ Lt et ♂♂ Lt ont donné naissance uniquement à des Lt : 125 Lt, au total.

— 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ Lt a donné 36 Lt.

— 2 ♀♀ Lt croisées avec des ♂♂ D ont donné 42 Lt.

— 4 croisements effectués entre ♀♀ Lt et ♂♂ Lt ont fourni des descendances composées de Lt et de D, selon une proportion 3 : 1, soit 115 Lt et 36 D.

—Des ♀♀ Lt fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lt) ont donné naissance, pour 7 descendances, à 126 Lt et 124 D, en plein accord avec la proportion 1 : 1.

Le phénotype *luteum* apparaît donc comme déterminé par un gène *Lt*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la couleur orange du pigment des chromatophores. L'allèle récessif *lt* de *Lt* permet, à l'état homozygote *ltlt*, la pigmentation normale grisâtre ou blanchâtre du corps.

b) Dominance de *hesperidum*.

— 6 croisements entre ♀♀ H et ♂♂ H ont conduit à 166 H et 51 D, dans une proportion 3 : 1.

— Des ♀♀ H fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ H) ont donné :

- soit uniquement des H (68 H pour 2 descendances),
- soit des H et des D en proportions ne différant pas du rapport mendélien 1 : 1 (78 H et 65 D pour 5 croisements).

Comme pour le gène *luteum*, ces résultats s'interprètent de la manière la plus simple, en admettant l'existence d'un gène *H*, dominant et autosomique, qui permet, à l'état homozygote ou hétérozygote, la réalisation du phénotype H. L'allèle récessif *h* de *H*, à l'état homozygote *hh*, est responsable du phénotype D.

2) Liaison des gènes *luteum* et *hesperidum*.

a) Obtention d'hybrides *luteum-hesperidum*.

— 3 descendances issues de croisements réalisés entre individus *luteum* et *hesperidum* ont donné 39 Lt, 14 H et 18 D.

Il est impossible de différencier les hybrides *luteum-hesperidum* des *luteum* typiques, la densité et l'uniformité de la répartition des chromatophores jaunes de *luteum* masquant totalement la pigmentation caractéristique des *hesperidum*. Le gène *Lt* est donc complètement dominant ou épistatique sur le gène *H*.

b) Relation des gènes *luteum* et *hesperidum*.

— Parmi les 7 croisements réalisés entre individus oranges provenant des descendances ci-dessus et des *discretum*, 2 seulement ont conduit à la naissance de 37 Lt et 33 H; les cinq autres ont fourni, au total, 173 jeunes se répartissant en 91 Lt et 82 D.

La présence de deux catégories d'individus seulement (*luteum* et *hesperidum*) dans les deux descendances mentionnées montre que les gènes *Lt* et *H* ne subissent pas de ségrégation indépendante, mais qu'ils sont portés par la même paire de chromosomes. Ces données sont, cependant, insuffisantes pour autoriser un choix décisif entre l'hypothèse d'un allélisme de ces gènes et par conséquent de la dominance simple de *Lt* sur *H* et l'hypothèse de gènes distincts, mais étroitement liés, le gène *Lt* étant épistatique sur le gène *H*.

III. *Liaison des gènes de structure et des gènes de nature des pigments.*

1) Liaison avec le gène *luteum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *luteum-bimaculatum*. — 2 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ Lt ont donné 24 LtBm, 22 Bm, 24 Lt et 19 D.

— Hybrides *luteum-bimaculatum* jaune. — 1 ♀ Bmj croisée avec 1 ♂ Lt a donné naissance à 12 LtBmj, 9 Bmj, 16 Lt et 6 D.

— Hybrides *luteum-microlineatum*. — 2 ♀♀ Lm fécondées par des ♂♂ Lt ont donné 31 LtLm, 26 Lm, 36 Lt et 33 D.

— Hybrides *luteum-flavolineatum*. — 4 croisements réalisés entre individus Lf et Lt ont fourni, au total, 42 LtLf, 40 Lf, 46 Lt et 42 D.

— Hybrides *luteum-ornatum*. — 2 descendances provenant de croisements réalisés entre ♀♀ O et ♂♂ Lt ont donné 22 LtO, 24 O, 21 Lt et 24 D.

— Hybrides *luteum-medio-purpureum*. — 2 ♀♀ Mp croisées avec des ♂♂ Lt ont donné 93 descendants se répartissant en 24 LtMp, 21 Mp, 23 Lt et 25 D.

Chez les hybrides avec *luteum*, les territoires gris des phénotypes fondamentaux sont jaune orange, mais les plages blanches des *bimaculatum*, *bimaculatum* jaune, *microlineatum*, *unimaculatum* jaune et *unimaculatum* rouge, qui ne se matérialisent que progressivement au cours de la croissance, restent parfaitement blanches. En présence du gène *Lt*, la teinte ardoise foncé des *flavolineatum* prend une couleur jaune marron sale, alors que les plages rouges des *ornatum* et des *unimaculatum* rouge typiques prennent une teinte violacée lie-de-vin caractéristique et que la couleur des *medio-purpureum* vire au violet plus ou moins lilacé. Dans la majorité des cas, il est indispensable d'attendre quelques semaines pour effectuer le tri des descendances.

b) Relation des gènes de structure et de *luteum*.

— Liaison de *luteum* et de *bimaculatum*. — 8 descendances issues de croisements entre ♀♀ LtBm et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ LtBm) ont fourni 232 Bm et 218 Lt.

— Liaison de *luteum* et de *bimaculatum* jaune. — 2 croisements réalisés entre ♀♀ LtBmj et ♂♂ D et 1 croisement entre 1 ♀ D et 1 ♂ LtBmj ont donné, au total, 93 Bmj et 78 Lt.

— Liaison de *luteum* et de *microlineatum*. — 12 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ LtLm et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LtLm) ont donné 471 jeunes se répartissant entre 234 Lm et 237 Lt.

— Liaison de *luteum* et de *flavolineatum*. — 3 croisements ont été effectués entre ♀♀ LtLf et ♂♂ D, ainsi que 3 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LtLf; leurs descendances ont conduit à 152 Lf et 146 Lt.

— Liaison de *luteum* et d'*ornatum*. — 6 croisements réussis entre ♀♀ LtO et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LtO) ont donné 107 O et 112 Lt.

— Liaison de *luteum* et de *medio-purpureum*. — 8 descendances issues de croisements entre ♀♀ LtMp et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LtMp) ont fourni 98 Mp et 99 Lt.

— Liaison de *luteum* et d'*unimaculatum* rouge. — 2 croisements entre ♀♀ LtUr et ♂♂ D et 2 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LtUr ont conduit à des descendances se répartissant en 73 Ur et 71 Lt.

— Liaison de *luteum* et d'*unimaculatum* jaune. — 2 descendances seulement sont nées de croisements réalisés entre ♀♀ LtUj et ♂♂ D; elles ont conduit à la naissance de 40 Uj et 33 Lt.

2) Liaison avec le gène *hesperidum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *hesperidum-bimaculatum*. — 5 croisements effectués entre individus Bm et H ont donné 28 HBm, 31 Bm, 22 H et 27 D.

— Hybrides *hesperidum-bimaculatum* jaune. — 1 ♀ H croisée avec 1 ♂ Bmj a donné 15 HBmj et 14 H.

2 descendances provenant de croisements entre ♀♀ Bmj et ♂♂ H ont donné 14 HBmj, 12 Bmj, 20 H et 16 D.

— Hybrides *hesperidum-microlineatum*. — 1 ♀ Lm croisée avec 1 ♂ H a donné 8 HLm et 6 H; 1 ♀ Lm fécondée par 1 ♂ H a produit 9 HLm, 10 Lm, 12 H et 11 D.

— Hybrides *hesperidum-flavolineatum.* — 4 croisements effectués entre Lf et H ont donné naissance à 42 HLf et 56 H (pour 2 descendances) et à 41 HLf + Lf, 16 H et 19 D (pour 2 descendances).

— Hybrides *hesperidum-ornatum.* — 2 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ H et ♂♂ O se décomposaient en 22 HO, 23 O, 19 H et 25 D.

— Hybrides *hesperidum-medio-purpureum.* — 2 ♀♀ Mp fécondées par des ♂♂ H ont donné 20 HMp, 20 Mp, 23 H et 24 D.

— Hybrides *hesperidum-unimaculatum* rouge. — 2 descendances provenant de croisements entre ♀♀ Ur et ♂♂ H ont produit 13 HUr, 17 Ur, 25 H et 16 D.

— Hybrides *hesperidum-unimaculatum* jaune. — 2 croisements entre ♀♀ H et ♂♂ Uj ont donné 19 HUj, 23 Uj, 25 H et 20 D.

La mutation *hesperidum* étant particulièrement nette à la naissance, il est préférable de ne pas attendre trop longtemps pour effectuer le tri des descendances, dans la mesure où les phénotypes de structure sous-jacents sont identifiables. Les hybrides possèdent en commun la pigmentation jaunâtre des *hesperidum* et le dessin de structure du phénotype correspondant. Le pigment rouge brique des *ornatum* et des *unimaculatum* rouge vire au rouge violacé et tend à recouvrir la majeure partie du corps chez les *hesperidum-ornatum;* les hybrides *hesperidum-medio-purpureum* ont une teinte plus orangée que les *medio-purpureum* typiques et possèdent des traces de pigment jaunâtre sur le pléotelson.

b) Relation des gènes de structure et de *hesperidum.*

— Liaison de *hesperidum* et de *bimaculatum.* — De 7 croisements tentés entre ♀♀ HBm et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ HBm) sont nés 127 Bm, 108 H et 2 D.

— Liaison de *hesperidum* et de *bimaculatum* jaune. — 2 croisements entre ♀♀ HBmj et ♂♂ D ont donné 62 descendants se répartissant en 33 Bmj et 29 H.

— Liaison de *hesperidum* et de *microlineatum.* — 6 descendances issues de croisements entre ♀♀ HLm et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Hlm) ont donné 92 Lm et 90 H.

2 croisements réalisés entre ♀♀ HLm et ♂♂ D ont fourni 23 HLm et 26 H. Ces ♀♀ étaient donc homozygotes pour le gène *H.*

2 ♀♀ D fécondées par 1 ♂ HLm ont donné 32 HLm et 31 D.

— Liaison de *hesperidum* et de *flavolineatum.* — 4 ♀♀ HLf fécondées par des ♂♂ D et 3 ♀♀ D fécondées par des ♂♂ HLf ont donné, au total, 261 descendants se répartissant en 129 Lf et 132 H.

— Liaison de *hesperidum* et d'*ornatum.* — 1 ♀ HO, recueillie dans la nature et croisée avec 1 ♂ D, a donné 11 HO et 11 O.

12 descendances provenant de croisements entre ♀♀ HO et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ HO) ont donné 125 O et 138 H.

— Liaison de *hesperidum* et de *medio-purpureum.* — 8 croisements entre hybrides HMp et D ont conduit à des descendances comportant, au total, 143 Mp et 126 H.

— Liaison de *hesperidum* et d'*unimaculatum* rouge. — 3 croisements seulement ont été tentés entre hybrides HUr et D; ils ont donné naissance à 49 Ur et 44 H.

— Liaison de *hesperidum* et d'*unimaculatum* jaune. — 43 Uj et 37 H sont nés de 3 croisements effectués entre hybrides HUj et D.

L'ensemble des résultats connus sur les relations existant entre les gènes de structure et les deux gènes de nature des pigments montrent que, pour chaque couple de caractères considéré, il n'y a pas eu ségrégation indépendante, mais que les gènes responsables de la série *bimaculatum, bimaculatum* jaune, *microlineatum, flavolineatum, ornatum, medio-purpureum, unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune sont liés aux gènes *luteum* et *hesperidum.*

L'absence de *discretum* et d'hybrides dans la majeure partie des descendances des croisements entre hybrides et *discretum* conduit nécessairement à envisager l'hypothèse d'un allélisme des gènes considérés. Mais, la naissance de 2 *discretum* (2 croisements entre ♀♀ HBm × ♂♂ D) et de 32 *hesperidum-microlineatum* et 31 *discretum* (2 croisements entre ♀♀ D × ♂ HLm) montrent, tout au moins pour les gènes en présence, que de rares crossing-over peuvent se produire. Bien qu'aucun crossing-over n'ait été observé dans les autres séries de croisements, il semble logique de supposer que les différents gènes

de structure et de répartition des pigments sont distincts, quoique situés en des loci très voisins.

IV. *Liaison des différents gènes de structure entre eux.*

Les gènes de structure étant respectivement liés aux gènes de couleur, on peut en inférer la liaison entre eux des gènes liés à *Lt* et *H*. La validité de cette proposition est d'ailleurs confirmée par l'analyse des séries de croisements effectués dans le but de vérifier directement ces liaisons.

1) Liaison (ou allélisme) de *bimaculatum* et de *bimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— 1 ♀ Bm fécondée par 1 ♂ Bmj a donné 41 jeunes, tous de phénotype Bmj.

— 5 ♀♀ Bmj fécondées par des ♂♂ Bm (ou les croisements réciproques : ♀♀ Bm × ♂♂ Bmj) ont donné, au total, 123 Bmj, 46 Bm et 45 D.

Les hybrides *bimaculatum-bimaculatum* jaune étant indiscernables des *bimaculatum* jaune typiques, on peut déduire de ces croisements qui comportent une moitié de descendants de phénotype *bimaculatum* jaune, que le gène *Bmj* est dominant ou épistatique sur le gène *Bm*.

b) Relation des gènes *bimaculatum* et *bimaculatum* jaune.

Parmi les 8 croisements tentés entre individus de phénotype Bmj de la série précédente et des D, 3 seulement ont donné des descendances comportant des Bm et des Bmj en nombres égaux, soit au total, 36 Bm et 42 Bmj.

Les cinq autres croisements ont produit des Bmj et des D en nombres statistiquement égaux : 62 Bmj et 54 D.

Le résultat des trois premiers croisements permet d'affirmer que les gènes *Bm* et *Bmj* sont, soit des allèles d'un même gène, soit des gènes différents mais intimement liés. Cependant, l'absence totale de

crossing-over, bien que les résultats numériques soient sans doute peu élevés, et surtout la grande ressemblance des deux phénotypes conduiraient plutôt à interpréter ces gènes comme deux allèles d'un même gène.

Quoi qu'il en soit, pour des raisons de commodité et pour ne pas allonger les séries de croisements dans les analyses qui vont suivre, les *bimaculatum* et les *bimaculatum* jaune seront considérés en bloc sous l'appellation *bimaculatum*, sans qu'il soit précisé s'il s'agit de *bimaculatum* ou de *bimaculatum* jaune.

2) Liaison du gène *bimaculatum* et des gènes *microlineatum, flavolineatum, ornatum, medio-purpureum, unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *bimaculatum-microlineatum*. — 4 descendances issues de croisements réalisés entre Bm et Lm ont conduit en quantités statistiquement égales à 50 BmLm, 36 Bm, 49 Lm et 45 D.

— Hybrides *bimaculatum-flavolineatum*. — 4 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ Lf ont donné 42 BmLf, 38 Bm, 49 Lf et 46 D.

— Hybrides *bimaculatum-ornatum*. — 1 ♀ O croisée avec 1 ♂ Bm a donné 10 BmO et 10 O.

5 descendances issues de croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ O (ou des croisements réciproques : ♀♀ O × ♂♂ Bm) ont fourni 50 BmO, 53 Bm, 47 O et 51 D.

— Hybrides *bimaculatum-medio-purpureum*. — 3 croisements réalisés entre ♀♀ Bm et ♂♂ Mp ont donné naissance à 29 BmMp, 24 Bm, 25 Mp et 29 D.

— Hybrides *bimaculatum-unimaculatum* rouge. — 2 croisements entre ♀♀ Bm et ♂♂ Ur et 1 croisement entre 1 ♀ Ur et 1 ♂ Bm ont conduit à la naissance de 19 BmUr, 23 Bm, 27 Ur et 22 D.

Hybrides *bimaculatum-unimaculatum* jaune. — 2 ♀♀ Uj fécondées par des ♂♂ Bm ont donné 16 BmUj, 20 Bm, 22 Uj et 18 D.

Tous ces hybrides possèdent en commun les deux taches blanches des *bimaculatum* qui tranchent plus ou moins nettement sur les dessins de structure des phénotypes majeurs correspondants. La déter-

mination certaine des hybrides et leur séparation d'avec les parents ne peut être réalisée que lorsque les Sphéromes se sont suffisamment développés.

b) Relation du gène *Bm* et des gènes *Lm, Lf, O, Mp, Ur,* et *Uj.*

— Liaison de *bimaculatum* et de *microlineatum.* — 539 jeunes se répartissant en 262 Bm et 277 Lm sont nés de 14 descendances provenant de croisements réalisés entre hybrides BmLm et D.

— Liaison de *bimaculatum* et de *flavolineatum.* — 5 portées obtenues à partir de croisements effectués entre BmLf et D ont donné, au total, 96 Bm et 85 Lf.

— Liaison de *bimaculatum* et d'*ornatum.* — Les 10 descendances des croisements réalisés entre hybrides BmO et D se décomposaient, pour 320 jeunes, en 157 Bm et 163 O.

— Liaison de *bimaculatum* et de *medio-purpureum.* — Les descendances globales de 8 croisements réalisés entre BmMp et D se composaient de 110 Bm et de 117 Mp.

— Liaison de *bimaculatum* et d'*unimaculatum* rouge. — 5 croisements tentés entre hybrides BmUr et D ont donné des Bm et des Ur en nombres égaux, soit : 83 Bm et 87 Ur.

— Liaison de *bimaculatum* et d'*unimaculatum* jaune. — 2 descendances issues de croisements entre hybrides BmUj et D se composaient de 47 Bm et de 49 Uj.

3) Liaison du gène *microlineatum* et des gènes *flavolineatum, ornatum, medio-purpureum, unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *microlineatum-flavolineatum.* — 5 descendances issues de croisements réalisés entre Lm et Lf ont donné 178 jeunes se répartissant en 39 LmLf, 38 Lm, 52 Lf et 49 D.

— Hybrides *microlineatum-ornatum* (Pl. VI, fig. 4). — 9 croisements réalisés entre individus Lm et O ont donné les descendances suivantes :

34 LmO et 35 Lm pour 3 croisements;

47 LmO et 58 O pour 3 croisements;

28 LmO, 20 Lm, 16 O et 23 D pour 3 croisements.

— Hybrides *microlineatum-medio-purpureum.* — 2 ♀♀ Lm fécondées par des ♂♂ Mp ont donné, pour un total de 51 descendants, 10 LmMp, 14 Lm, 14 Mp et 13 D.

— Hybrides *microlineatum-unimaculatum* rouge. — 1 ♀ Lm croisée avec 1 ♂ Ur et 1 ♀ Ur croisée avec 1 ♂ Lm ont donné 74 jeunes également répartis en 18 LmUr, 20 Lm, 18 Ur et 18 D.

— Hybrides *microlineatum-unimaculatum* jaune. — Les deux portées obtenues à partir de croisements entre ♀♀ Lm et ♂♂ Uj comprenaient 12 LmUj, 14 Lm, 17 Uj et 9 D.

Le gène *Lm*, présent dans le génome des hybrides, se manifeste phénotypiquement par la réalisation plus ou moins tardive de l'étroite bande médio-dorsale blanche sur le dessin caractéristique des types structuraux correspondants. Il faut attendre que les jeunes aient effectué quelques mues pour que les phénotypes intermédiaires puissent être séparés des phénotypes majeurs.

b) Relation du gène *Lm* et des gènes *Lf, O, Mp, Ur,* et *Uj.*

— Liaison de *microlineatum* et de *flavolineatum.* — 4 croisements entre hybrides LmLf et D ont donné 60 Lm et 53 Lf.

— Liaison de *microlineatum* et d'*ornatum.* — 8 croisements entre individus LmO et D ont conduit à la naissance de 90 Lm et 110 O.

1 ♀ LmO fécondée par 1 ♂ Mp a donné 12 LmMp, 11 Lm, 7 MpO et 11 O, résultat qui confirme la liaison de *Lm* et de *O.*

— Liaison de *microlineatum* et de *medio-purpureum.* — 7 descendances issues de croisements entrepris entre hybrides LmMp et D comprenaient, au total, 173 jeunes répartis en 92 Lm et 81 Mp.

— Liaison de *microlineatum* et d'*unimaculatum* rouge. — 6 croisements entre hybrides LmUr et D ont donné naissance à 100 Lm et 97 Ur.

— Liaison de *microlineatum* et d'*unimaculatum* jaune. — 2 croisements effectués entre ♀♀ LmUj et ♂♂ D ont conduit à la naissance de 38 Lm et 36 Uj.

4) Liaison du gène *flavolineatum* et des gènes *ornatum, medio-purpureum, unimaculatum* rouge *et unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *flavolineatum-ornatum*. — 1 ♀ O croisée avec 1 ♂ Lf a donné naissance à 17 LfO et 18 O

6 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ Lf et ♂♂ O (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ O × ♂♂ Lf) ont donné 46 LfO, 39 Lf, 43 O et 38 D.

— Hybrides *flavolineatum-medio-purpureum*. — 4 croisements tentés entre ♀♀ Mp et ♂♂ Lf ont donné 148 descendants se répartissant en 40 LfMp, 35 Lf, 35 Mp et 38 D.

— Hybrides *flavolineatum-unimaculatum* rouge. —2 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ Lf et ♂♂ Ur ont conduit à la naissance de 16 LfUr, 16 Lf, 15 Ur et 10 D.

— Hybrides *flavolineatum-unimaculatum* jaune. — 3 croisements effectués entre ♀♀ Lf et ♂♂ Uj ont donné 26 LfUj, 27 Lf, 25 Uj et 28 D.

Tout en réalisant un aspect intermédiaire entre celui des parents, ces hybrides apparaissent cependant comme particulièrement voisins des *flavolineatum* typiques (dont ils ne diffèrent que par la teinte particulière légèrement violacée pour les *flavolineatum-ornatum* et les *flavolineatum-medio-purpureum* et par l'existence de la petite plage blanche postérieure pour les *flavolineatum-unimaculatum* rouge et les *flavolineatum-unimaculatum* jaune). La détermination certaine des hybrides et leur séparation d'avec les *flavolineatum* purs ne peut s'effectuer qu'au bout de quelques semaines.

b) Relation du gène *Lf* et des gènes *O, Mp, Ur* et *Uj*.

— Liaison de *flavolineatum* et d'*ornatum*. — 5 croisements effectués entre hybrides LfO et D ont fourni, au total, 69 Lf et 73 O.

— Liaison de *flavolineatum* et de *medio-purpureum*. — 6 croisements entre ♀♀ LfMp et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LfMp) ont conduit à des descendances composées de Lf et de Mp en nombres égaux, soit 87 Lf et 102 Mp.

— Liaison de *flavolineatum* et d'*unimaculatum* rouge. — 2 ♀♀ LfUr croisées avec des ♂♂ D et 3 ♀♀ D croisées avec des ♂♂ LfUr ont donné 130 jeunes se répartissant en 60 Lf et 70 Ur.

— Liaison de *flavolineatum* et d'*unimaculatum* jaune. — 4 croisements réussis entre ♀♀ LfUj et ♂♂ D ont conduit à la naissance de 64 Lf et 71 Uj.

5) Liaison du gène *ornatum* et des gènes *medio-purpureum, unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *ornatum-medio-purpureum*. — 2 croisements entre ♀♀ O et ♂♂ Mp et 2 croisements réciproques ♀♀ Mp × ♂♂ O ont donné, pour un total de 144 jeunes, 36 OMp, 31 O, 40 Mp et 37 D.

— Hybrides *ornatum-unimaculatum* rouge. — Les descendants de 3 croisements réalisés entre ♀♀ O et ♂♂ Ur se répartissaient en 26 OUr, 27 O, 28 Ur et 22 D.

— Hybrides *ornatum-unimaculatum* jaune. — 2 descendances issues de croisements réussis entre ♀♀ O et ♂♂ Uj ont donné 19 OUj, 26 O, 22 Uj et 23 D.

Les *ornatum-medio-purpureum*, très voisins des *medio-purpureum* typiques, prennent une teinte rouge violacé sur l'ensemble des segments thoraciques et du bloc des segments abdominaux fusionnés. Les *ornatum-unimaculatum* possèdent la pigmentation des *ornatum* sur laquelle tranche la petite plage postérieure blanche des *unimaculatum*.

b) Relation du gène *O* et des gènes *Mp, Ur* et *Uj*.

— Liaison d'*ornatum* et de *medio-purpureum*. — 5 portées issues de croisements entrepris entre ♀♀ OMp et ♂♂ D comprenaient, au total, 64 O et 75 Mp.

— Liaison d'*ornatum* et d'*unimaculatum* rouge. — 4 croisements effectués entre ♀♀ D et ♂♂ OUr ont conduit à la naissance de 61 O et 58 Ur.

— Liaison d'*ornatum* et d'*unimaculatum* jaune. — 3 croisements réussis entre ♀♀ OUj et ♂♂ D ont fourni 55 O et 62 Uj.

6) Liaison du gène *medio-purpureum* et des gènes *unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *medio-purpureum-unimaculatum* rouge. — 4 croisements entre ♀♀ Mp et ♂♂ Ur, ont fourni 126 jeunes également répartis en 33 MpUr, 34 Mp, 30 Ur et 29 D.

— Hybrides *rubrum-unimaculatum* jaune. — 3 croisements entre ♀♀ Mp et ♂♂ Uj ont donné, au total, 27 MpUj, 27 Mp, 24 Uj et 30 D.

Les hybrides *medio-purpureum-unimaculatum* présentent simultanément les caractères des phénotypes composants, encore qu'ils apparaissent à un examen un peu superficiel comme très voisins des *medio-purpureum* purs, dont ils ne diffèrent que par l'adjonction de la petite tache blanche sur le bloc des segments abdominaux.

b) Relation du gène *Mp* et des gènes *Ur* et *Uj*.

— Liaison de *medio-purpureum* et d'*unimaculatum* rouge. — 5 croisements entre ♀♀ D et ♂♂ MpUr et un croisement entre 1 ♀ MpUr et 1 ♂ D ont donné 183 jeunes se répartissant en 82 Mp et 101 Ur.

— Liaison de *medio-purpureum* et d'*unimaculatum* jaune. — 4 croisements réussis entre ♀♀ D et ♂♂ MpUj ont produit, en nombres égaux, 53 Mp et 59 Uj.

7) Liaison (ou allélisme) d'*unimaculatum* rouge et d'*unimaculatum* jaune.

a) Obtention d'hybrides.

— 2 croisements entre ♀♀ Ur et ♂♂ Uj ont fourni, au total, 36 Ur, 13 Uj et 20 D.

Le fait que la moitié des descendants soit de phénotype *unimaculatum* rouge (dont une partie doit être de génotype hybride *UrUj*) montre que le gène *Ur* est dominant ou épistatique sur le gène *Uj*.

b) Relation des gènes *Ur* et *Uj*.

— Sur les 8 croisements tentés entre individus de phénotype Ur provenant des descendances ci-dessus et des D, 3 portées seulement

ont fourni des Ur et des Uj en nombres statistiquement égaux, soit : 61 Ur et 78 Uj.

Les 5 autres croisements ont donné 81 Ur et 92 D.

Ce résultat permet d'affirmer au moins la liaison des gènes *Ur* et *Uj*. Mais l'absence de crossing-over et, surtout, la grande ressemblance des phénotypes *unimaculatum* rouge et *unimaculatum* jaune conduisent à envisager l'hypothèse, très plausible, d'un allélisme de ces gènes.

La concordance des données acquises, pour l'ensemble des séries de croisements effectués dans le but de vérifier directement la liaison entre eux des différents gènes de structure, confirme pleinement l'hypothèse de l'allélisme de ces gènes : aucun crossing-over n'a été observé dans les descendances des croisements réalisés entre hybrides et *discretum*. Cependant, les résultats observés ne sont pas nécessairement suffisants pour établir définitivement ce point, en raison du nombre peu élevé d'individus obtenus dans les différentes portées. Etant donné, d'autre part, que les phénotypes structuraux diffèrent notablement, pour la plupart, dans la localisation et dans la nature de leurs pigments, on ne saurait exclure l'autre hypothèse selon laquelle les gènes ne seraient pas allèles au sens strict du terme, mais occuperaient des loci très voisins. Le choix entre ces deux hypothèses est encore plus délicat pour les *bimaculatum* et les *unimaculatum* en raison de la grande ressemblance des *bimaculatum* et des *bimaculatum* jaune d'une part, des *unimaculatum* rouge et des *unimaculatum* jaune d'autre part.

C. — Résumé et conclusions

Le phénotype *discretum*, adopté comme type fondamental en raison de sa grande fréquence, apparaît comme récessif par rapport à tous les autres types structuraux, déterminés par des gènes dominants et autosomiques. Les gènes *luteum* et *hesperidum*, responsables des mutants colorés, sont autosomiques et dominants par rapport au facteur déterminant la pigmentation « normale » grise ou blanchâtre. Le gène *luteum*, lié à *hesperidum*, dont il est peut-être allèle, est dominant ou épistatique sur *hesperidum*.

Les différents gènes de structure manifestent simultanément leurs potentialités dans la réalisation des phénotypes hybrides. Il n'existe donc pas de relation de dominance (ou d'épistasie) complète, sauf entre les facteurs responsables des phénotypes *bimaculatum* (*Bmj* est dominant ou épistatique sur *Bm*) et *unimaculatum* (*Ur* est dominant ou épistatique sur *Uj*). Les huit gènes de répartition des pigments, respectivement liés aux gènes *luteum* et *hesperidum*, sont liés entre eux. L'existence de 2 *discretum* dans les descendances de croisements entre *hesperidum-bimaculatum* et *discretum*, et la naissance de 32 *hesperidum-microlineatum* et 31 *discretum* pour 2 portées de ♀♀ *discretum* fécondées par 1 ♂ *hesperidum-microlineatum* témoignent que de rares crossing-over peuvent se produire et que les gènes considérés occupent bien des loci très voisins, mais distincts.

Chapitre VIII

POLYCHROMATISME DE *SPHAEROMA RUGICAUDA* LEACH

Si, depuis sa description en 1814, *S. rugicauda* a fait l'objet de nombreuses recherches, peu d'auteurs, cependant, se sont attachés à l'étude du riche polychromatisme des populations naturelles de l'espèce.

En 1948, Stephensen signale seulement que la couleur est brunâtre ou jaunâtre, avec des taches claires et foncées.

Dans le cadre de mes recherches sur le polychromatisme comparé des espèces de *Sphaeroma* de nos régions, j'ai été amené, dès 1959, à orienter une partie de mes travaux sur ce polychromatisme de *S. rugicauda*. C'est ainsi qu'en 1961, j'ai montré la dominance du phénotype provisoirement appelé « bande médio-dorsale large » par rapport à deux phénotypes récessifs nommés « plastron noir » et « plages latérales noires ». Je tiens à signaler dès maintenant qu'en raison des ressemblances phénotypiques qu'un examen même sommaire permet de déceler, dans les différentes espèces, j'ai préféré revenir à une nomenclature latine pour désigner les phénotypes. Selon cette terminologie, les types « plages latérales noires », « plastron » et « bande médio-dorsale large » correspondront respectivement aux *discretum*, *pectorosum* et *rubrolineatum*.

Indépendamment des recherches que je poursuivais et de l'ensemble des résultats que je possédais, West s'est attaqué à l'étude du polychromatisme des populations britanniques. Dans sa récente publication (1964), il décrit sommairement plusieurs phénotypes : *stripe, yellow, wine, ruddy* ainsi que les trois types que j'avais précédemment reconnus et qu'il appelle, sans respecter la règle traditionnelle de priorité, *grey, pattern* et *red*. Quelques croisements entrepris entre ces différents mutants lui ont permis d'établir la dominance de *pattern, stripe, red, yellow, wine* et *ruddy* sur *grey*. Par ailleurs, il donne quelques renseignements sur les fréquences phénotypiques pour 46 populations britanniques.

A. — Description du polychromatisme

I. *Polychromatisme structural.*

Les neuf types majeurs de répartition des pigments recensés dans les populations naturelles de *S. rugicauda* ont été appelés *discretum*, *pectorosum*, *trilineatum*, *microlineatum*, *flavolineatum*, *rubrolineatum*, *pseudolineatum*, *signatum* et *maculatum* et respectivement symbolisés par les lettres suivantes : D, P, Tl, Lm, Lf, Lr, Lp, S et M.

1) Le phénotype *discretum* D.

Le phénotype *discretum* (Pl. VII, fig. 1) se caractérise essentiellement par l'existence de deux groupes de taches sombres, formées de chromatophores noirâtres, qui tranchent assez nettement sur la couleur gris-jaunâtre du reste du corps. Le groupe le plus important est formé de deux plages sub-latérales, d'étendue variable, au niveau du quatrième segment thoracique libre. Elles peuvent déborder sur les segments voisins et s'étendre sur la partie postérieure du troisième segment et le bord antérieur du cinquième segment. Le plus souvent séparées, ces deux taches peuvent néanmoins se trouver réunies, chez certains individus, par une bande sombre qui constitue un véritable pont au niveau du bord antérieur du quatrième métamère thoracique. Les taches du second groupe forment deux bandes sub-médianes sombres sur le bloc des segments abdominaux fusionnés et sur la partie antérieure du pléotelson, délimitant une zone particulièrement claire. De nombreuses concentrations de chromatophores déterminent un aspect moucheté de l'ensemble du corps, particulièrement net sur les bords de la tête et sur les marges des segments thoraciques, des segments abdominaux fusionnés et du pléotelson. De telles petites taches sombres peuvent également se rencontrer sur la partie médiane des deuxième et troisième segments thoraciques libres. Les uropodes, de teinte jaunâtre plus ou moins uniforme, sont rayés d'une zone transversale sombre.

2) Le phénotype *pectorosum* P.

Le phénotype *pectorosum* (Pl. VII, fig. 2 et 3) est assez étroitement apparenté au phénotype *discretum*, dont il ne diffère que par l'existence d'une bande médiane sombre sur les quatre premiers segments thoraciques libres. La figure déterminée par cette bande noire et les taches sub-médianes sombres du quatrième métamère thoracique représente une grande plage trilobée qui forme un plastron antérieur plus ou moins net. Comme chez les *discretum*, les taches sombres postérieures, toujours présentes, sont en général bien marquées.

Il est possible de rencontrer, dans une même population, divers aspects se rapportant à ce phénotype pris comme terme moyen. Une tendance va dans le

sens d'une dépigmentation de la bande médiane, qui n'est plus représentée alors que par un petit lobe sur les troisième et quatrième segments thoraciques libres. La tendance inverse va dans le sens d'un envahissement des zones claires par des zones pigmentées. Il en résulte un grand écusson trapézoïdal noir qui recouvre la presque totalité des quatre ou cinq premiers segments thoraciques libres. Dans le cas d'une extension extrême, seules les parties médianes des deux derniers métamères thoraciques et l'ensemble du bloc des segments abdominaux antérieurs et du pléotelson gardent une teinte relativement claire.

Le phénotype *pectorosum*, mentionné par West sous le nom de *pattern*, est difficilement décelable dès la naissance et la séparation d'avec les *discretum* ne peut être effectuée en toute sécurité qu'au bout de quelques semaines.

3) Le phénotype *trilineatum* Tl.

Le phénotype *trilineatum* (Pl. VII, fig. 4) se reconnaît facilement à la présence de trois bandes longitudinales blanches (une médiane et deux latérales) qui parcourent la longueur du corps. La bande médiane, la plus importante, s'étend de l'extrémité antérieure de la tête, où elle s'étale largement pour se rétrécir sur son bord postérieur, jusqu'à la pointe du pléotelson. De largeur constante sur l'ensemble des métamères thoraciques et sur le bloc des segments abdominaux antérieurs, elle s'amincit légèrement au niveau antérieur du pléotelson, puis s'évase latéralement en deux boursouflures dans sa région moyenne pour se rétrécir, à nouveau, dans sa partie tout à fait distale. Les deux bandes latérales naissent en arrière des yeux, au niveau de la plaque épimérale du premier segment thoracique libre. Elles s'étendent sur les bords latéro-dorsaux des différents segments thoraciques et sur les marges latérales des métamères abdominaux et du pléotelson. Elles se prolongent généralement sur la partie antérieure de l'endopodite et sur l'exopodite des uropodes. Les deux volets sombres délimités par ces bandes latérales et la bande médiane sont plus ou moins fortement pigmentés. Dans l'état d'assombrissement maximum, ils prennent une teinte uniforme brun-noir sur laquelle tranchent particulièrement les impressions musculaires cunéiformes.

Le phénotype *trilineatum* qui correspond vraisemblablement au phénotype *stripe* mentionné par West, peut être identifié dès la sortie des jeunes du marsupium maternel.

4) Le phénotype *microlineatum* Lm.

Ce phénotype (Pl. VIII, fig. 1) rappelle beaucoup le phénotype *microlineatum* de *S. bocqueti*. Il se caractérise par la présence d'une étroite bande blanche, dans le plan de symétrie du corps, qui s'étend de la partie postérieure de la tête à l'extrémité distale du pléotelson. De largeur sensiblement constante sur toute son étendue, cette bande s'évase légèrement, cependant, dans la région proximale du pléotelson pour se rétrécir brusquement dans sa partie distale. Elle tranche nettement sur la couleur gris-jaunâtre du reste du corps qui présente, par ailleurs, la pigmentation caractéristique des *discretum*.

Le phénotype *microlineatum* correspond sans doute au phénotype *yellow* signalé par West.

Les jeunes *microlineatum* sont facilement identifiables à la naissance et le tri des portées comportant ce phénotype peut s'effectuer sans tarder.

5) Le phénotype *flavolineatum* Lf.

Comme dans les autres espèces, le phénotype *flavolineatum* se caractérise par l'existence d'une bande longitudinale médio-dorsale de chromatophores jaune-orange, qui présente la même disposition que la bande médiane blanche des *trilineatum*. Partant de l'extrémité antérieure de la tête où elle s'étale largement, cette bande se rétrécit légèrement au niveau du premier segment thoracique et garde ensuite une largeur constante jusqu'au pléotelson, où elle se dilate en deux grandes expansions aliformes latérales dans sa partie moyenne. Chez certains individus, on peut noter la présence de petites concentrations de chromatophores jaunes sur les rames des uropodes et sur les plaques coxales des différents métamères thoraciques.

Cette bande jaune offre des variations assez notables quant à sa largeur et à sa netteté sur les différents segments thoraciques. Elle peut s'élargir ou se rétrécir en certains points, ce qui lui confère un contour mal délimité, plus ou moins flou.

La pigmentation du reste du corps est d'un gris-noirâtre ou d'un gris-jaunâtre sur lequel tranchent les deux groupes de taches sombres des *discretum*.

Il est nécessaire d'attendre quelques semaines pour effectuer le tri des portées comportant ce phénotype, la bande jaune ne se matérialisant que progressivement au cours de la croissance.

6) Le phénotype *rubrolineatum* Lr.

Le phénotype *rubrolineatum* (Pl. VIII, fig. 2) est analogue au phénotype *flavolineatum*, à ceci près que les chromatophores de la bande médio-dorsale, au lieu d'être jaune-orangé, sont rouges ou brun-rouge. Ce phénotype que j'ai sommairement défini précédemment sous le nom de « bande médio-dorsale large » (1961) s'apparente d'assez près au phénotype *red* mentionné par West. Rappelons que cette bande s'étend sur toute la longueur du corps où elle garde une largeur à peu près constante pour s'évaser, cependant, dans la moitié postérieure du pléotelson et en recouvrir la région distale. Sa couleur varie du Rouge Venise au Rouge Indien et tranche assez nettement sur la teinte grise du reste du corps.

La réalisation de ce phénotype est assez tardive et il est nécessaire que les jeunes aient effectué quelques mues pour que le tri des portées puisse être fait en toute certitude.

7) Le phénotype *pseudolineatum* Lp.

Le phénotype *pseudolineatum* (Pl. VIII, fig 3), très comparable au phénotype décrit sous le même nom de l'espèce *S. monodi*, se caractérise par la dualité de la bande médiane longitudinale : large bande claire dont l'axe est plus ou moins complètement pigmenté de noir sur les différents segments thoraciques et sur le bloc des segments abdominaux antérieurs. Deux bandes latérales égale-

ment claires courent sur toute la longueur du corps et s'étendent sur l'ensemble des plaques coxales des métamères thoraciques et sur les bords des segments abdominaux et du pléotelson. Le reste du corps est de teinte généralement foncée.

Des variations importantes existent à l'intérieur de ce phénotype. La zone médiane sombre peut s'étendre aux dépens des marges claires, réduites, dans ce cas, à un liséré de deux ou trois chromatophores blancs. Dans le cas contraire, la bande médiane pigmentée se réduit à une tache allongée sur les quatre premiers segments thoraciques libres, au profit des marges claires qui deviennent beaucoup plus apparentes.

Le tri des descendances comportant des *pseudolineatum* ne peut s'effectuer en toute sécurité qu'au bout de quelques semaines.

8) Le phénotype *signatum* S.

Le phénotype *signatum* (Pl. VIII, fig 4) rappelle beaucoup les phénotypes *signatum* de *S. serratum* et de *S. monodi*. Une bande longitudinale médio-dorsale claire assez large, séparée, de chaque côté de l'animal, par une étroite zone sombre d'une bande latérale claire, constituent l'élément caractéristique essentiel du phénotype. Cette bande médiane prend naissance sur la partie postérieure de la tête sous forme d'un croissant blanc présentant des expansions latérales, puis s'étend largement sur la partie médiane de tous les segments thoraciques, du bloc des segments abdominaux fusionnés et sur la partie antérieure du pléotelson. Les bandes latérales commencent sur le premier segment thoracique, en arrière des yeux. Elles sont formées de plages segmentaires blanches, d'étendue variable, alignées sur l'ensemble des métamères thoraciques et abdominaux et sur les marges latérales du pléotelson. Les plages du quatrième segment thoracique libre sont très réduites, au profit de territoires bien pigmentés qui soulignent un rétrécissement de la bande médiane qui est séparée par ailleurs d'une tache terminale claire, axée sur la ligne médiane postérieure du pléotelson, par un épi médian pigmenté.

La variabilité des *signatum* se manifeste essentiellement dans la netteté et l'intensité de pigmentation des bandes longitudinales sombres plus ou moins larges, par rapport à la teinte généralement claire du reste du corps.

Le phénotype *signatum* est réalisé d'une façon suffisamment nette dès sa naissance pour autoriser le tri immédiat des portées comportant ce phénotype.

9) Le phénotype *maculatum* M.

Le phénotype *maculatum* (Pl. IX, fig. 1-2-3) se caractérise par l'existence de trois plages blanches, d'étendue très variable, dans le plan de symétrie du corps. La plus typique et la plus constante est la plage médiane, de forme trapézoïdale, qui couvre la zone médio-dorsale des cinquième et sixième segments thoraciques libres, pouvant déborder, chez certains individus, sur le bord antérieur du septième segment. La plage postérieure claire, de forme allongée, s'étend sur la partie médiane du bloc des segments abdominaux fusionnés et sur la région antérieure du pléotelson. Elle est séparée de la précédente par une bande transversale de chromatophores à pigment noir étalé. La plage antérieure, de contour mal défini,

occupe la région médiane des deux premiers segments thoraciques libres et peut recouvrir le bord postérieur de la tête. On peut noter, enfin, la présence de petites taches blanches marginales sur certains segments thoraciques, à l'exception du quatrième.

Comme en témoignent les figures 2 et 3, les variations du phénotype *maculatum* sont importantes. Pour les individus qui s'écartent le plus du type qui vient d'être décrit, seule l'analyse génétique permet de les rapporter au phénotype *maculatum*. Dans le cas d'une pigmentation encore ménagée des zones claires au profit des zones noires, la plage trapézoïdale moyenne demeure seule caractéristique; quelques chromatophores clairs soulignent encore l'emplacement de la plage antérieure alors que la plage postérieure est réduite à deux petites taches blanches submédianes sur la marge postérieure du bloc des segments abdominaux fusionnés. Dans le cas d'une pigmentation extrême, l'ensemble du corps est d'un brun-noir foncé, à l'exclusion de plages jaunâtres mal délimitées et très réduites, situées sur l'emplacement des plages moyenne et postérieure caractéristiques du phénotype.

J'ai appelé ce phénotype *maculatum* à cause d'une certaine ressemblance avec les *medium-maculatum* décrits par Kerambrun chez *S. hookeri* et en raison, notamment, de la présence et de la constance de la plage blanche de la région moyenne du corps.

En raison de la variabilité qui existe à l'intérieur de ce phénotype, il est préférable d'attendre un certain temps pour effectuer le tri des descendances comportant ce phénotype.

II. *Polychromatisme additionnel.*

La teinte de fond sous laquelle se présentent le plus fréquemment les différents types structuraux est grise, parfois brunâtre ou noirâtre, en rapport avec l'intensité et la migration des granules pigmentaires sombres à l'intérieur des chromatophores. Un facteur de coloration, *luteum*, qui se rencontre avec les mêmes caractères dans les deux sexes, a été défini dans le polychromatisme de nature des pigments. Il a été trouvé associé à différents types structuraux dans les populations naturelles.

Le phénotype *luteum* Lt.

Associé au type structural *discretum*, le phénotype *luteum* présente une teinte de fond jaune plus ou moins orangé sur l'ensemble du corps. Le dessin caractéristique des *discretum* vire au jaune brunâtre et détermine un semblant de bande jaune plus franc, dans l'axe de symétrie du corps, au niveau de la zone médiane plus claire des individus normalement pigmentés.

Luteum représente probablement le même phénotype que West a signalé sous le nom de *ruddy*.

Contrairement à ce qui se passe chez *S. bocqueti*, les individus *luteum* n'acquièrent leur pigmentation jaune orange que progressivement au cours des mues successives.

B. — Étude génétique du polychromatisme

Le phénotype *discretum* étant considéré comme fondamental, chacun des phénotypes *pectorosum, trilineatum, microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, signatum* et *maculatum* est déterminé par un gène autosomique et dominant, dont l'allèle récessif permet la réalisation du phénotype fondamental. L'étude des rapports génétiques entre ces différents gènes nous conduira à les considérer comme des facteurs portés par la même paire de chromosomes. Le gène de couleur *luteum*, dominant par rapport au facteur de coloration correspondant au phénotype fondamental, est lié aux différents gènes structuraux.

I. *Dominance des gènes de structure par rapport à* discretum.

1) Dominance de *pectorosum* sur *discretum.*

— 2 croisements entre ♀♀ P et ♂♂ P ont donné 38 P, cependant que 3 croisements identiques ont produit 117 P et 37 D, selon une proportion 3 : 1.

— Des ♀♀ P fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ P) ont produit :

- soit uniquement des P (133 P pour 3 descendances);
- soit des P et des D en parfait accord avec le rapport mendélien 1 : 1 (102 P et 101 D pour 5 croisements).

— 2 ♀♀ P recueillies dans la nature après fécondation ont donné 64 P et 53 D.

Ces résultats s'interprètent de la manière la plus simple en supposant que les individus de phénotype *pectorosum* possèdent dans leur génome un gène *P*, dominant et autosomique, qui provoque, à l'état homozygote ou hétérozygote, la formation d'un plastron noir sur les premiers segments thoraciques libres. L'allèle récessif *p* de *P* permet, à l'état homozygote *pp*, la réalisation du phénotype D.

2) Dominance de *trilineatum* sur *discretum*.

— 3 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ Tl ont donné 83 Tl.

— 2 croisements du même type ont conduit à la naissance de 42 Tl et 13 D, en proportion compatible avec le rapport mendélien 3 : 1.

— Des ♀♀ Tl fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Tl) ont conduit :

- soit à des Tl exclusivement (23 Tl pour 1 descendance) ;
- soit à des Tl et des D dans une proportion ne s'écartant pas du rapport 1:1 (31 Tl et 26 D pour 2 croisements).

La réalisation des bandes longitudinales blanches caractéristiques dépend donc de la présence dans le génome des individus Tl, d'un gène autosomique et dominant *Tl*, à l'état homozygote ou hétérozygote. L'allèle récessif *tl* de *Tl*, à l'état homozygote *tltl*, permet la réalisation du phénotype D.

3) Dominance de *microlineatum* sur *discretum*.

— 2 croisements réalisés entre ♀♀ Lm et ♂♂ Lm ont donné 36 Lm et 13 D, selon une proportion 3 : 1.

— 3 ♀♀ Lm fécondées par des ♂♂ D (et 2 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Lm) ont fourni au total, 163 jeunes répartis en 86 Lm et 77 D, dans une proportion ne s'écartant pas du rapport 1 : 1.

Le phénotype *microlineatum* apparaît donc déterminé par un gène *Lm*, dominant et autosomique, à l'état homozygote ou hétérozygote. L'allèle récessif *lm* de *Lm* permet, à l'état homozygote *lmlm*, la réalisation du phénotype D.

4) Dominance de *flavolineatum* sur *discretum*.

— 4 croisements réalisés entre ♀♀ Lf et ♂♂ Lf ont produit des Lf et des D dans une proportion 3 : 1 (110 Lf pour 32 D).

— Des ♀♀ Lf fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lf) ont donné pour 4 croisements, 41 Lf et 43 D, suivant une proportion en parfait accord avec le rapport mendélien 1 : 1.

La concentration de pigment jaune orangé selon une bande longitudinale médio-dorsale dépend donc de la présence, dans le génome des *flavolineatum*, d'un gène *Lf*, dominant et autosomique, à l'état homozygote ou hétérozygote. L'allèle récessif *lf* de *Lf* permet, à l'état homozygote *lflf*, la réalisation du phénotype D.

5) Dominance de *rubrolineatum* sur *discretum*.

— 3 croisements entre ♀♀ Lr et ♂♂ Lr ont produit des Lr et des D dans une proportion 3 : 1 (75 Lr pour 28 D).

— Des ♀♀ Lr fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lr) ont donné :

- soit uniquement des Lr (67 Lr pour 1 descendance);
- soit des Lr et des D dans une proportion ne s'écartant pas du rapport 1 : 1 (48 Lr et 58 D, pour 3 descendances).

Comme pour les *flavolineatum*, ces résultats s'interprètent en admettant que les individus *rubrolineatum* possèdent dans leur génome un gène *Lr*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la pigmentation rouge brique de la bande longitudinale médio-dorsale. L'allèle récessif *lr* de *Lr* permet, à l'état homozygote *lrlr*, la réalisation du phénotype D.

6) Dominance de *pseudolineatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ Lp recueillie dans la nature après fécondation a donné naissance à 41 Lp.

— 1 ♀ Lp fécondée par 1 ♂ D et 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ Lp ont produit, au total, 31 Lp et 36 D, selon une proportion 1 : 1.

Ces résultats suffisent à montrer que le phénotype *pseudolineatum* est déterminé par un gène dominant et autosomique *Lp*, à l'état homozygote ou hétérozygote, dont l'allèle récessif *lp*, à l'état homozygote *lplp*, permet la réalisation du phénotype D.

7) Dominance de *signatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ S récoltée ovigère dans la nature a donné 33 S.

— 3 croisements entre ♀♀ S et ♂♂ S ont donné 61 S et 23 D,

selon une proportion ne différant pas significativement du rapport 3 : 1.

— 3 ♀♀ S fécondées par des ♂♂ D et 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ S ont donné des descendances composées, au total, de 62 S et 75 D, selon une proportion 1 : 1.

Le phénotype S dépend de la présence dans le génome des Sphéromes étudiés, à l'état homozygote ou hétérozygote, d'un gène dominant et autosomique *S*, dont l'allèle récessif *s*, à l'état homozygote *ss*, permet la réalisation du phénotype D.

8) Dominance de *maculatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ M recueillie dans la nature après fécondation a donné naissance à 19 M.

— 5 croisements réalisés entre ♀♀ M et ♂♂ M ont produit 76 M et 25 D, en parfait accord avec une proportion 3 : 1.

— Des ♀♀ M croisées avec des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ M) ont donné 302 jeunes, pour 9 descendances, répartis en 152 M et 150 D, selon une proportion 1 : 1.

Comme pour les autres phénotypes structuraux, ces résultats s'interprètent de la manière la plus immédiate en admettant que le phénotype *maculatum* est déterminé par un gène *M*, dominant et autosomique, à l'état homozygote ou hétérozygote. L'allèle récessif *m* de *M*, à l'état homozygote *mm*, permet la réalisation du phénotype D.

9) Récessivité des *discretum*.

Les *discretum* apparaissant comme récessifs par rapport à tous les autres types structuraux, on doit s'attendre à voir les croisements entre D ne donner que des D, ce qui est démontré par les résultats suivants :

— 6 ♀♀ D recueillies ovigères dans la nature ont donné, au total, 167 D.

— Des croisements entre ♀♀ D et ♂♂ D n'ont jamais donné que des D, soit : 238 D pour 8 descendances.

II. *Liaison des différents gènes de structure entre eux.*

La grande majorité des hybrides nécessaires à l'étude des relations existant entre les différents gènes de structure ont été directement prélevés dans la population naturelle de Courseulles. Quelques-uns cependant proviennent de croisements opérés à cette effet entre conjoints choisis; ces croisements seront analysés au cours de l'étude des rapports entre les gènes considérés.

Les individus de constitution génotypique hybride sont généralement bien repérables : il n'existe pas, sauf entre les facteurs responsables des phénotypes *flavolineatum* et *rubrolineatum,* de véritable relation d'épistasie entre les différents gènes. En effet, ces gènes manifestent simultanément leurs potentialités dans la réalisation des phénotypes hybrides. La détermination certaine de ces hybrides et leur séparation d'avec les types parentaux ne peut être réalisée que lorsque les Sphéromes se sont suffisamment développés.

1) Liaison du gène *pectorosum* et des gènes *trilineatum, microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, signatum* et *maculatum.*

— Liaison de *pectorosum* et de *trilineatum.* — 5 ♀♀ PTl fécondés par des ♂♂ D ont donné 61 P et 62 Tl.

1 ♀PTl croisée avec 1 ♂ D a produit 13 PTl et 13 Tl.

— Liaison de *pectorosum* et de *microlineatum.* — 8 croisements réalisés entre ♀♀ PLm et ♂♂ D ont respectivement donné :

50 P et 52 Lm pour 4 descendances;
6 PLm et 12 P pour 1 descendance;
21 PLm et 25 D pour 2 croisements;
6 P, 11 Lm et 1 D pour 1 croisement.

— Liaison de *pectorosum* et de *flavolineatum.* — 2 ♀♀ PLf fécondées par des ♂♂ D et 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ PLf ont donné, au total, 31 P et 37 Lf;

2 ♀♀ PLf croisées avec des ♂♂ D ont produit 18 PLf et 15 D;
1 ♀ PLf fécondée par 1 ♂ D a fourni 13 P, 11 Lf et 1 PLf.

— Liaison de *pectorosum* et de *rubrolineatum.* — 3 ♀♀ PLr

croisées avec des ♂♂ D et 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ PLr ont produit 51 P et 48 Lr;

1 ♀ PLr fécondée par 1 ♂ D a donné naissance à 16 PLr et 26 D.

— Liaison de *pectorosum* et de *pseudolineatum*. — Les deux seuls croisements tentés entre ♀♀ PLp et ♂♂ D ont conduit à la naissance de 29 P et 28 Lp.

— Liaison de *pectorosum* et de *signatum*. —

a) Obtention d'hybrides.

1 ♀ S croisée avec 1 ♂ P a donné 15 PS, 16 P, 14 S et 14 D.

b) Relation des gènes *P* et *S*.

5 croisements entre ♀♀ PS, issues du croisement précédent, et ♂♂ D ont fourni, au total, 72 P et 81 S.

— Liaison de *pectorosum* et de *maculatum*. — 2 croisements entre ♀♀ PM et ♂♂ D et 1 croisement entre 1 ♀ D et 1 ♂ PM ont donné 84 descendants répartis en 38 P et 46 M.

La présence de deux catégories phénotypiques seulement dans la plupart de ces descendances nous conduit à admettre que le gène *P* est porté par la même paire de chromosomes que les gènes *Tl, Lm, Lf, Lr, Lp, S* et *M*.

Par ailleurs, la naissance de 1 *discretum* (♀ PLm × ♂ D) et de 1 *pectorosum-flavolineatum* (♀ PLf × ♂ D) d'une part et la présence de moitié d'hybrides et moitié de *discretum* dans plusieurs autres croisements, d'autre part, prouvent que les gènes de structure sont bien distincts, mais étroitement liés, tout au moins pour les facteurs *P* et *Tl, Lm, Lf, Lr*.

2) Liaison du gène *trilineatum* et des gènes *microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum* et *signatum*.

— Liaison de *trilineatum* et de *microlineatum*. — 3 croisements entre ♀♀ TlLm et ♂♂ D et 2 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlLm ont donné 60 Tl et 51 Lm.

— Liaison de *trilineatum* et de *flavolineatum*. — 2 croisements réalisés entre ♀♀ TlLm et ♂♂ D ont fourni 27 Tl et 32 Lf.

— Liaison de *trilineatum* et de *rubrolineatum*. — 4 ♀♀ TlLr croisées aves des ♂♂ D ont produit 113 jeunes répartis en 56 Tl et 57 Lr.

— Liaison de *trilineatum* et de *signatum*. —

a) Obtention d'hybrides.

1 ♀ Tl fécondée par 1 ♂ S a donné 5 TlS, 6 Tl, 5 S et 4 D.

3 croisements entre individus Tl et S ont produit, au total, 27 TlS et 27 Tl.

b) Relation des gènes *Tl* et *S*.

4 ♀♀ TlS fécondées par des ♂♂ D ont donné naissance à 54 Tl et 61 S.

1 ♀ PTlS récoltée dans la nature et croisée avec 1 ♂ D a produit 16 TlS et 16 P.

Ces résultats montrent que les caractères *Tl* et *Lm, Lf, Lr* et *S* ne subissent pas de ségrégation indépendante et sont des caractères liés. Le dernier croisement qui confirme la liaison de *P* et de *Tl* et *S* prouve également que les gènes *Tl* et *S* sont situés en des loci différents.

3) Liaison du gène *microlineatum* et des gènes *flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, signatum* et *maculatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *microlineatum-flavolineatum*. — 1 ♀ Lm fécondée par 1 ♂Lf a donné 7 LmLf, 5 Lm, 6 Lf et 8 D.

— Hybrides *microlineatum-rubrolineatum*. — 1 ♀ Lr croisée avec 1 ♂ Lm a produit 13 LmLr, 16 Lm, 13 Lr et 14 D.

— Hybrides *microlineatum-signatum*. — 3 croisements entre ♀♀ Lm et ♂♂ S ont fourni 19 LmS, 20 Lm, 21 S et 18 D.

— Hybrides *microlineatum-maculatum*. — 3 ♀♀ M fécondées par des ♂♂ Lm ont donné 26 LmM, 26 Lm, 29 M et 21 D.

b) Relation du gène *Lm* et des gènes *Lf, Lr, Lp, S* et *M*.

— Liaison de *microlineatum* et de *flavolineatum*. — 4 croisements entre ♀♀ LmLf et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ LmLf) ont donné 69 Lm et 80 Lf.

— 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ LmLf et 1 ♀ LmLf fécondée par 1 ♂ D ont produit, par ailleurs, 27 LmLf et 27 D.

— Liaison de *microlineatum* et de *rubrolineatum*. — 1 ♀ LmLr croisée avec 1 ♂ D et 1 croisement réciproque : ♀ D × ♂ LmLr ont donné 27 Lm et 23 Lr.

1 ♀ LmLr fécondée par 1 ♂ D a fourni 10 LmLr et 14 D.

— Liaison de *microlineatum* et de *pseudolineatum*. — 2 croisements entre ♀♀ LmLp et ♂♂ D et 1 croisement entre 1 ♀ D et 1 ♂ LmLp ont donné 66 jeunes répartis en 35 Lm et 31 Lp.

— Liaison de *microlineatum* et de *signatum*. — 5 croisements entre ♀♀ LmS et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ LmS) ont produit 86 Lm et 75 S.

— Liaison de *microlineatum* et de *maculatum*. — 2 ♀♀ LmM fécondées par des ♂♂ D ont fourni 35 Lm et 28 M.

La présence de deux catégories phénotypiques seulement dans chacune des descendances analysées conduit à admettre que les couples d'allèles *Lm*, et *lm*, *Lf* et *lf*, *Lr* et *lr*, *Lp* et *lp*, *S* et *s*, *M* et *m* sont bien portés par la même paire de chromosomes.

4) Liaison du gène *flavolineatum* et des gènes *signatum* et *maculatum*.

— Liaison de *flavolineatum* et de *signatum*. — 1 ♀ LfS fécondée par 1 ♂ D a donné 19 LfS et 16 S, tandis que 2 autres croisements entre ♀♀ LfS et ♂♂ D ont donné 35 Lf et 29 S.

— Liaison de *flavolineatum* et de *maculatum*. — 1 ♀ LfM fécondée par 1 ♂ D et 2 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LfM ont produit 80 jeunes répartis en 43 Lf et 37 M.

L'absence totale d'hybrides ou de *discretum* dans ces descendances nous oblige à considérer le gène *Lf* comme lié aux gènes *S* et *M*.

5) Liaison du gène *rubrolineatum* et des gènes *pseudolineatum*, *signatum* et *maculatum*.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *pseudolineatum*. — Les deux descendences obtenues de croisements entre ♀♀ LrLp et ♂♂ D se composaient de 26 Lr et 22 Lp.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *signatum*. — 2 croisements entre ♀♀ LrS et ♂♂ D et 1 croisement réciproque : ♀ D × ♂ LrS ont produit 36 Lr et 45 S;

2 ♀♀ LrS fécondées par des ♂♂ D ont donné 15 LrS et 23 D.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *maculatum*. —

a) Obtention d'hybrides.

1 ♀ Lr croisée avec 1 ♂ LM a donné 14 LrM, 8 Lr, 15 M et 10 D.

b) Relation des gènes *Lr* et *M*.

3 croisements entre ♀♀ LrM et ♂♂ D ont conduit à 46 Lr et 38 M.

L'ensemble de ces résultats confirme directement la liaison du gène *Lr* et des gènes *Lp*, *S* et *M*; la naissance de 15 *rubrolineatum-signatum* et 23 *discretum* (2 ♀♀ LrS × ♂♂ D) démontre que les facteurs *Lr* et *S* occupent bien des loci voisins, mais distincts.

6) Liaison des gènes *pseudolineatum*, *signatum* et *maculatum*.

— Liaison de *pseudolineatum* et de *signatum*. — 2 ♀♀ LpS croisées avec des ♂♂ D ont donné 29 Lp et 25 S.

— Liaison de *pseudolineatum* et de *maculatum*. — 2 croisements entre ♀♀ LpM et ♂♂ D ont produit 33 Lp et 26 M.

— Liaison de *signatum* et de *maculatum*. —

a) Obtention d'hybrides (Pl. IX, fig. 4).

En vue d'obtenir des hybrides, 2 ♀♀ S ont été croisées avec 1 ♂ M; leurs descendances se composaient de 14 SM, 11 S, 9 M et 8 D.

b) Relation des gènes *S* et *M*.

Parmi ces hybrides SM, 3 ♀♀ ont été croisées avec des ♂♂ D et ont fourni 40 S et 32 M.

Une ségrégation indépendante aurait entraîné l'apparition de quatre phénotypes également représentés dans les descendances; or, deux catégories seulement sont apparues, comme dans les autres séries de croisements, ce qui confirme pleinement la liaison des gènes *Lp*, *S* et *M*.

Il manque quelques données pour que les séries de croisements entre phénotypes considérés deux à deux soient complètes, mais les résultats obtenus sont suffisamment concordants pour nous autoriser

à admettre que les gènes qui déterminent les phénotypes majeurs sont situés sur la même paire d'autosomes.

Si plusieurs descendances permettent d'envisager l'hypothèse d'un allélisme entre certains facteurs, il en est d'autres qui ne laissent subsister aucun doute quant à la simple liaison des gènes occupant des loci distincts : c'est ce qui a été établi pour les gènes *P* et *Tl*, *Lm*, *Lf*, *Lr* et *S*, pour *Tl* et *S*, pour *Lm* et *Lf* ou *Lr*, enfin, pour *S* et *Lr*.

Etant donné que tous les phénotypes structuraux diffèrent notablement dans la localisation et dans la nature de leurs pigments, il est d'ailleurs hautement probable que les gènes responsables des phénotypes majeurs ne sont pas des allèles au sens strict du terme, mais des gènes situés en des loci très voisins.

III. *Étude du gène* luteum. *Liaison de ce gène de nature des pigments et des gènes structuraux.*

1) Dominance de *luteum* par rapport au facteur responsable de la pigmentation fondamentale.

— 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ Lt a donné 86 Lt.

— 5 croisements entre ♀♀ Lt et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lt) ont produit 139 jeunes se répartissant en 66 Lt et 73 D.

La coloration jaune dépend donc de la présence dans le génome des individus *luteum*, à l'état homozygote ou hétérozygote, d'un gène *Lt*, dominant et autosomique. L'allèle récessif *lt* de *Lt* permet, à l'état homozygote *ltlt*, la pigmentation normale grisâtre du corps.

2) Liaison du gène *luteum* et des gènes de structure.

— Liaison de *luteum* et de *microlineatum*. — 2 ♀♀ LtLm croisées avec des ♂♂ D ont donné 25 Lt et 27 Lm.

— Liaison de *luteum* et de *flavolineatum*. — 1 ♀ LtLf fécondée par 1 ♂ D a produit 14 Lt et 11 Lf.

— Liaison de *luteum* et de *signatum*. — 1 ♀ LtS croisée avec 1 ♂ D a donné 10 Lt et 8 S.

Ces résultats montrent que pour chaque couple de caractère considéré, il n'y a pas ségrégation indépendante, mais que le gène *luteum* est respectivement lié aux gènes *microlineatum*, *flavolineatum* et *signatum*. Bien qu'aucun crossing-over n'ait été observé, il semble logique de supposer que le gène *Lt* et les gènes *Lm*, *Lf* et *S* sont distincts. Les données précédemment acquises sur les relations des différents gènes structuraux nous permettent d'affirmer que le gène *Lt* est également lié aux gènes *P*, *Tl*, *Lr*, *Lp* et *M*.

C. — Résumé et conclusions

Chacun des phénotypes *pectorosum*, *trilineatum*, *microlineatum*, *flavolineatum*, *rubrolineatum*, *pseudolineatum*, *signatum* et *maculatum* dépend de la présence, dans le génome des individus considérés, d'un gène autosomique et dominant, dont l'allèle récessif permet, à l'état homozygote, la réalisation du phénotype *discretum*.

Les gènes *P*, *Tl*, *Lm*, *Lf*, *Lr*, *Lp*, *S* et *M* ainsi définis, qui expriment simultanément leur dominance dans la réalisation des phénotypes hybrides, sont portés par la même paire d'autosomes. Ces gènes structuraux, liés au facteur de coloration *luteum Lt*, dont l'allèle récessif *lt*, à l'état homozygote *ltlt*, est responsable de la pigmentation fondamentale, ne constituent pas une série d'allèles multiples, mais sont des gènes situés en des locis très voisins.

Chapitre IX

POLYCHROMATISME DE *SPHAEROMA HOOKERI* LEACH

Sphaeroma hookeri Leach a fait l'objet de nombreuses publications concernant essentiellement sa biologie et ses préférences écologiques. Dans leurs travaux, les auteurs ont, certes, reconnu et mentionné occasionnellement la variabilité de pigmentation des individus dans les populations naturelles, sans toutefois s'attacher à analyser la nature de ce polychromatisme.

En 1934, Omer-Cooper et Rawson mentionnent une teinte généralement plus sombre chez *S. hookeri* que chez *S. rugicauda*. Forsman, en 1952, indique la présence, dans les eaux nordiques, d'individus qui possèdent une bande longitudinale médio-dorsale jaune, délimitée par des bandes grises. En 1954, O. Kinne signale sommairement trois types principaux : certains spécimens ont une teinte brunâtre assez uniforme, d'autres possèdent une bande longitudinale médio-dorsale d'un blanc jaunâtre, d'autres, enfin, présentent un dessin de structure assez complexe.

En 1961, l'étude d'une population de *S. hookeri* de l'étang de Patria (Italie) a permis à Consiglio l'identification d'un certain nombre de phénotypes qu'il décrit succinctement : *discretum, fasciatum, maculatum, zonatum, rufum, aurantiacum* et *roseum*, cependant que, indépendamment de lui, j'ai décrit trois types structuraux : *discretum, flavolineatum* et *inversum* et précisé les relations existant entre les facteurs responsables de ces états colorés.

En 1964, enfin, Kerambrun a signalé la présence dans les étangs de la région de Marseille et dans l'étang corse de Biguglia d'un certain nombre de phénotypes que des échantillons de populations des étangs du Roussillon m'avaient en fait fourni depuis 1959. Dans ses conclusions, il reconnaît que les données génétiques qu'il a obtenues « sont beaucoup trop incomplètes et très insuffisantes pour qu'il soit possible

de caractériser d'un point de vue génétique les phénotypes qui ont été décrits ». Elles permettent seulement d'émettre quelques hypothèses : récessivité des *discretum*, dominance de *triflavolineatum* et de *zonatum*, allélisme des gènes responsables de ces deux phénotypes.

Ayant achevé l'étude génétique de cette espèce depuis près de deux ans, et afin d'éviter à KERAMBRUN de refaire ce long travail, j'ai préféré résumer quelques résultats globaux montrant la liaison des gènes responsables des phénotypes *triflavolineatum, unifasciatum, bilineatum, inversum, rubrolineatum* et *microlineatum* (LEJUEZ, 1964).

Dans la description du polychromatisme structural, j'ai du abandonner le terme de *triflavolineatum* utilisé jusqu'alors pour définir les individus présentant trois bandes longitudinales claires et que j'appelle *trilineatum*. En effet, je n'adopte pas la terminologie de KERAMBRUN, car les *triflavolineatum* tels qu'ils les a décrits semblent correspondre assez exactement aux hybrides *trilineatum-flavolineatum*. Pour la même raison, le phénotype que j'ai initialement nommé *unifasciatum* doit être homologué au phénotype *zonatum* signalé par CONSIGLIO.

A. — Description du polychromatisme

I. *Polychromatisme structural.*

Dix phénotypes de structure principaux ont été reconnus dans les populations naturelles de *S. hookeri* du Canal de Caen à la Mer, de Penzé, de Kiel et de l'Etang du Canet. Ces phénotypes, identiques chez les mâles et les femelles, ont été appelés *discretum, trilineatum, microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*, et symbolisés par les lettres suivantes : D, Tl, Lm, Lf, Lr, Lp, Bl, I, Ip, Z.

1) Le phénotype *discretum* D.

Comme chez les autres espèces étudiées, le phénotype *discretum* (Pl. X, fig. 1) présente une répartition presque uniforme des chromatophores sur la surface du corps, d'une teinte générale gris sombre. Un examen plus attentif révèle, cependant, des concentrations de mélanophores qui déterminent autant de taches plus sombres sur le fond grisâtre.

Une étroite bande médiane sombre délimite sur la tête deux plages latérales plus claires. D'une manière générale, les bords postérieurs des différents segments thoraciques libres et du bloc des segments abdominaux fusionnés sont plus foncés et présentent de petites concentrations de mélanophores. Les plus développées dessinent deux taches sub-médianes au niveau du quatrième segment thoracique libre, dont les marges latérales sont particulièrement pigmentées. Sur le bloc des premiers segments abdominaux, la pigmentation s'accentue régulièrement dans le sens antéro-postérieur jusqu'au pléotelson, à l'exception d'une région médiane où persiste une petite plage gris claire, frangée latéralement de zones sombres, constantes et caractéristiques au même titre que les taches sub-médianes du quatrième segment thoracique libre. Le pléotelson, plus ou moins uniformément gisâtre, devient plus sombre dans ses régions latérales et au niveau d'un épi médian. La vaste plage médiane antérieure, plus claire, est divisée en trois lobes par deux épis sub-médians qui partent de son bord antérieur. La marge postérieure du pléotelson est bien pigmentée, à l'exception d'une zone médiane claire. Les uropodes, et surtout leurs endopodites, sont généralement rayés d'une bande transversale sombre.

Comme l'a signalé Kerambrun, il est possible de rencontrer, indépendamment du jeu d'une adaptation chromatique, des individus particulièrement foncés. Ils se présentent alors sous une teinte noire ou brun foncé, où il est pratiquement impossible de repérer les concentrations caractéristiques du phénotype. Par contre, d'autres individus présentent une pigmentation très claire, discontinue en raison de petites concentrations de mélanophores, notamment au niveau du quatrième segment thoracique libre et du bloc des segments abdominaux fusionnés. Tous les intermédiaires peuvent naturellement exister entre ces deux cas extrêmes.

2) Le phénotype *trilineatum* Tl.

Comme chez *S. rugicauda*, le phénotype *trilineatum* (Pl. X, fig. 2) se définit par la présence de trois bandes blanches longitudinales : deux latérales, assez étroites, et une médiane, plus large, séparées par deux volets sub-latéraux sombres.

La bande médio-dorsale prend naissance sur la tête, où elle forme un épi postérieur, puis elle s'élargit au niveau du premier segment thoracique libre pour garder une largeur approximativement constante sur l'ensemble des segments thoraciques, sur le bloc des segments abdominaux antérieurs et sur le pléotelson. Les bandes latérales couvrent la majeure partie des plaques coxales des métamères thoraciques et les bords des segments abdominaux et du pléotelson. Elles se prolongent sur les uropodes et surtout sur l'exopodite qui est généralement blanc. Les deux volets pigmentés sont presque toujours uniformément colorés d'un brun-noir très sombre sur lequel tranchent, particulièrement nettes, les impressions musculaires.

Chez certains individus, les bandes claires, au lieu d'être blanches et formées de leucophores, sont rosées, les chromatophores les composant étant d'un rose dragée clair.

Le phénotype *trilineatum* est toujours repérable et souvent très net chez les jeunes qui viennent de quitter le marsupium maternel.

3) Le phénotype *microlineatum* Lm.

Le phénotype *microlineatum* (Pl. X, fig. 3) se reconnaît immédiatement à l'étroite bande médio-dorsale de leucophores qui court sur toute la longueur de l'animal, de l'extrémité antérieure de la tête au bord distal du pléotelson. Sa largeur demeure sensiblement constante sur toute son étendue, excepté sur la partie postérieure du pléotelson où elle se rétrécit brusquement. Elle est parfois bordée par une mince frange de chromatophores roses, appartenant au même type que ceux qui ont été signalés chez certains *trilineatum* dont ils se distinguent, cependant, par la finesse de la bande médiane et par l'absence des bandes marginales claires. La teinte sombre du reste du corps est déterminée par la répartition sensiblement uniforme des mélanophores.

Comme les *trilineatum*, les jeunes *microlineatum* sont facilement identifiables dès leur naissance.

4) Le phénotype *flavolineatum* Lf.

La bande médio-dorsale longitudinale jaune orangé qui définit le phénotype *flavolineatum* (Pl. XI, fig. 1) prend naissance sur la tête, où elle est encore très réduite. Puis elle s'élargit au niveau du premier segment thoracique, pour garder une largeur sensiblement constante sur toute l'étendue des segments thoraciques, sur le bloc des somites abdominaux fusionnés et sur la partie antérieure du pléotelson. Dans sa partie postérieure, elle s'évase parfois, devenant alors plus diffuse sur ses bords, pour se rétrécir brusquement dans la région tout à fait distale du corps. Elle est soulignée par les taches sub-médianes du quatrième segment thoracique libre et par les zones sombres du bloc des segments abdominaux fusionnés.

Cette description correspond à la majorité des *flavolineatum* et notamment à ceux de la population de Penzé. D'autres individus (Pl. XI, fig. 2), de phénotype *flavolineatum* indiscutable et recueillis dans les populations méditerranéennes, diffèrent quelque peu des précédents. La bande jaune caractéristique est beaucoup plus large et présente un tracé plus irrégulier. Elle prend naissance sur le bord antérieur de la tête dont elle recouvre toute la région moyenne, puis s'élargit sensiblement sur la marge antérieure du premier segment thoracique libre et décroît ensuite jusqu'au pléotelson en présentant un étranglement sur le cinquième segment thoracique; enfin, elle s'évase latéralement, dans la région moyenne du pléotelson, formant deux grandes ailes, de configuration et d'étendue variables selon les individus.

D'une façon générale, le phénotype *flavolineatum* est difficile à déceler sur les jeunes dès la naissance et le tri des portées comportant ce phénotype ne peut être effectué, en toute sécurité, qu'au bout de quelques semaines, la bande jaune caractéristique se précisant au cours de la croissance.

5) Le phénotype *rubrolineatum* Lr.

Les individus qui réalisent le phénotype *rubrolineatum* présentent une bande longitudinale médio-dorsale, de forme et d'étendue comparables à la bande caractéristique des *flavolineatum*, à ceci près que les chromatophores qui la composent

sont d'un rouge brique foncé, plus ou moins franc, au lieu d'être jaune orangé clair. Cette bande s'étend de la tête, où elle n'est représentée que par quelques chromatophores rouges, jusqu'à l'extrémité postérieure du pléotelson. Elle présente des variations assez notables dans la largeur qu'elle atteint au niveau des différents segments thoraciques et sur le pléotelson. Chez certains *rubrolineatum*, elle est bien délimitée et tout en demeurant assez étroite, elle garde une largeur uniforme; chez d'autres, elle est beaucoup plus diffuse et elle tend à envahir toute la région moyenne des segments thoraciques et du bloc des segments abdominaux antérieurs, pour prendre son maximum d'extension au niveau du pléotelson qui peut être presque entièrement pigmenté de rouge.

Il est pratiquement impossible de déceler le phénotype *rubrolineatum* sur les jeunes à la naissance, la bande médio-dorsale ne se matérialisant que lentement au cours des mues successives.

6) Le phénotype *pseudolineatum* Lp.

Le phénotype *pseudolineatum* (Pl. X, fig. 4) s'apparente de très près au phénotype *trilineatum*. Comme lui, il présente deux bandes marginales claires, plus ou moins bien marquées, résultant de condensations de chromatophores blancs ou roses sur les bords des segments thoraciques, du bloc des segments abdominaux fusionnés et du pléotelson. Il en diffère, cependant, par l'aspect de la bande longitudinale médio-dorsale. Cette bande blanche, de même étendue que celle des *trilineatum*, est rayée en son milieu d'une zone sombre plus ou moins continue, qui s'étend sur la tête, sur les cinq ou six premiers segments thoraciques et sur la partie moyenne du pléotelson. Elle demeure généralement inaltérée sur les segments abdominaux fusionnés et sur la partie antérieure du pléotelson.

Le phénotype *pseudolineatum* est difficilement décelable dès la naissance; le complexe caractéristique de la zone médiane ne se résout en ses deux composantes qu'au bout de plusieurs jours d'élevage.

7) Le phénotype *bilineatum* Bl.

Le phénotype *bilineatum* (Pl. XI, fig. 3), repéré dès 1959 dans un échantillon de Sphéromes provenant de l'étang du Canet, a récemment été décrit par Kerambrun à partir d'individus de populations méditerranéennes. Ce phénotype se caractérise par l'existence de deux bandes marginales blanches qui constrastent vivement avec la couleur sombre du reste du corps. Ces marges de leucophores s'étendent sur la totalité des plaques coxales, à l'exclusion de la plaque du quatrième segment thoracique libre, en partie pigmentée de mélanophores. Elles se prolongent sur les bords des segments abdominaux et se terminent vers le tiers antérieur du pléotelson. La pigmentation du reste du corps forme une large bande sombre qui s'étend de la tête à l'extrémité du pléotelson; elle garde une largeur sensiblement constante sur toute son étendue, tout en présentant deux petites expansions latérales sur les plaques coxales du quatrième segment thoracique libre. Les impressions musculaires cunéiformes sont particulièrement bien visibles.

Il est possible d'effectuer le tri des *bilineatum* dans les portées comportant ce phénotype, dès la sortie des jeunes du marsupium maternel.

8) Le phénotype *inversum* I.

Le phénotype *inversum* (Pl. XI, fig. 4) se caractérise par une alternance de territoires pigmentés et de plages claires, réalisant un dessin de structure complexe, un peu comparable à un damier.

La tête, semblable à celle des *discretum*, porte dans sa partie postérieure deux petites taches blanches sub-médianes, séparées par une bande sombre. Les quatre premiers segments thoraciques libres présentent une bande médio-dorsale noirâtre très pigmentée, qui s'élargit de la région antérieure du premier segment thoracique à la partie postérieure du quatrième, en dessinant globalement une sorte de toît de pagode dont la base occupe la presque totalité du quatrième segment thoracique. Cette zone pigmentée délimite des plages segmentaires latérales blanches, séparées de bandes claires marginales par d'étroites zones pigmentées. Ces bandes marginales sont d'ailleurs interrompues au niveau du quatrième segment thoracique par une tache pigmentée. L'ensemble formé par les trois derniers segments thoraciques et le bloc des segments abdominaux antérieurs est orné d'un dessin qui reproduit grossièrement, mais en blanc celui qui, en sombre, pare les quatre premiers segments thoraciques. Une grande plage blanche, vaguement triangulaire, s'étend du cinquième segment thoracique, presque totalement pigmenté de clair, jusqu'au niveau postérieur du bloc des segments abdominaux antérieurs. Ce dessin est bordé latéralement par des territoires pigmentés, atténués, cependant, au niveau des sixième et septième segments thoraciques, par de petites plages blanches, de contour mal défini et de dimensions variables. Le pléotelson se caractérise par un grand écusson sub-trapézoïdal complètement constellé de chromatophores blancs, rappelant par sa forme la région moins pigmentée du phénotype *discretum*. Il est délimité, dans sa région postérieure, par un croissant sombre, émettant une sorte d'épi médio-dorsal, axé sur la ligne de symétrie du corps. Comme chez les autres phénotypes, les endopodites des uropodes sont généralement rayés d'une bande sombre, quelques chromatophores pouvant exister sur les exopodites. Chez certains individus, les différentes plages claires ne sont pas formées de leucophores, mais de chromatophores roses, parfois rougeâtres, ce qui donne une teinte rosée à ces zones normalement blanches.

Le phénotype *inversum* est réalisé d'une manière suffisamment nette à la naissance pour autoriser le tri immédiat des portées comportant ce phénotype.

9) Le phénotype *pseudoinversum* Ip.

Le phénotype *pseudoinversum* (Pl. XII, fig. 1) présente avec le mutant *inversum* une certaine identité structurale. Dans les deux cas, nous retrouvons une alternance de plages pigmentées et de plages claires. La dépigmentation est, cependant, beaucoup moins poussée chez les *pseudoinversum* : les plages claires sont moins étendues et d'un gris jaunâtre, tranchant assez peu sur la couleur du reste du corps, surtout chez les gros individus qu'il est facile de confondre avec des *discretum* peu pigmentés. Pourtant, un examen plus approfondi permet de repérer la présence de plages latérales claires sur les deux premiers segments thoraciques libres et d'un écusson sub-trapézoïdal d'un blanc sale, sur la partie antérieure du pléotelson. Cet écusson se prolonge antérieurement par une bande médiane

claire, sur le bloc des segments abdominaux et sur les trois derniers segments thoraciques libres. Comme chez les *discretum*, les zones sub-médianes sombres du quatrième segment thoracique libre et des segments abdominaux antérieurs sont bien visibles. A la différence des *inversum*, les bandes marginales sont pigmentées, à l'exception d'une petite plage claire qui couvre la plaque coxale du cinquième segment thoracique libre.

S'il n'est généralement pas possible d'effectuer le tri des descendances comportant ce phénotype dès la naissance des jeunes, il est pourtant préférable de ne pas tarder au-delà de deux ou trois semaines pour le faire, les plages claires devenant assez diffuses chez certains individus.

10) Le phénotype *zonatum* Z.

Le phénotype *zonatum* (Pl. XII, fig. 2) se caractérise essentiellement par la présence de quatre plages blanches sur le cinquième segment thoracique libre. Ces plages de leucophores tranchent nettement sur la teinte sombre du reste du corps. Deux taches sub-médianes blanches, d'étendue variable et presque coalescentes, s'étendent sur la majeure partie du cinquième segment thoracique; elles ne sont séparées des plages marginales que par d'étroites zones pigmentées. Elles peuvent envahir le bord antérieur du sixième segment thoracique et, parallèlement, ses bords latéro-dorsaux peuvent présenter des petits amas de leucophores qui délimitent des plages marginales blanches peu étendues.

La détermination certaine des *zonatum* ne peut être réalisée qu'au bout d'une quinzaine de jours, les zones blanches ne se matérialisant que peu à peu au cours de la croissance.

II. *Polychromatisme additionnel.*

Les types structuraux fondamentaux qui viennent d'être décrits sous la teinte grise plus ou moins sombre qu'ils présentent le plus souvent dans les populations naturelles, peuvent être associés à un autre type de coloration toujours peu fréquent : *hesperidum* H.

Le phénotype *hesperidum* H.

Les mutants *hesperidum* ont une teinte jaune brun beaucoup plus facile à déceler chez les jeunes que chez les adultes. A la naissance, les jeunes apparaissent uniformément jaune brun clair; puis, au cours de la croissance, leur teinte vire au jaune brun foncé et au brun noir. Chez les adultes, seule la tête présente encore généralement une plage jaunâtre assez claire, alors que le reste du corps semble normalement pigmenté, encore qu'il offre des reflets marron sur la partie postérieure des différents segments thoraciques, du bloc des segments abdominaux fusionnés et sur le pléotelson.

III. *Le phénotype* immaculatum.

Ce phénotype exceptionnel n'a jamais été rencontré dans la nature; une seule femelle est apparue en élevage dans un croisement réalisé entre une femelle *discretum* de Kiel et un mâle *discretum* du Canal de Caen à la Mer.

L'ensemble du corps ainsi que les yeux étaient entièrement incolores sans aucune trace de pigment. Elevée dans les conditions standard, cette femelle, croisée avec un mâle *discretum* normal, a donné trois jeunes normalement pigmentés. Elle est morte sans avoir donné d'autres descendants; les trois jeunes auquels elle a donné naissance sont morts aussi avant d'avoir atteint la maturité.

B. — Étude génétique du polychromatisme

Dans l'exposé des résultats génétiques, les propositions suivantes seront successivement démontrées :

Chacun des phénotypes *trilineatum, microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum* est déterminé par un gène dominant et autosomique, dont l'allèle récessif, à l'état homozygote, permet la réalisation du phénotype *discretum,* considéré, à ce titre, comme phénotype fondamental. Je procéderai alors à la démonstration directe de la liaison des gènes *Tl, Lm, Lf, Lr, Lp, Bl, I, Ip* et *Z,* responsables des phénotypes structuraux. J'exposerai, enfin quelques résultats relatifs au caractère du polychromatisme additionnel, *hesperidum.*

I. *Dominance des gènes de structure par rapport à* discretum.

1) Dominance de *trilineatum* sur *discretum.*

— Des ♀♀ Tl fécondées au Laboratoire par des ♂♂ Tl ont donné :

• soit uniquement des Tl (121 Tl pour 4 croisements);

• soit des Tl et des D, en proportion ne s'écartant pas significativement du rapport mendélien 3 : 1 (273 Tl et 81 D pour 9 croisements).

— Des ♀♀ Tl fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Tl) ont conduit à des descendances :

• soit uniquement composées de Tl (137 Tl pour 4 croisements);

• soit composées de Tl et de D, en proportion en plein accord avec le rapport mendélien 1 : 1 (136 Tl et 146 D pour 8 croisements).

Ces résultats s'interprètent de la manière la plus simple en admettant l'existence d'un gène *Tl*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, est responsable de la formation des trois bandes longitudinales blanches; l'allèle récessif *tl* de *Tl* permet, à l'état homozygote *tltl*, la réalisation du phénotype D.

2) Dominance de *microlineatum* sur *discretum*.

— 5 croisements effectués entre ♀♀ Lm et ♂♂ Lm ont donné, au total, 107 Lm et 39 D, suivant une proportion ne s'écartant pas significativement d'un rapport 3 : 1.

— Des ♀♀ Lm fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Lm) ont donné, pour 11 croisements, 125 Lm et 128 D, selon un rapport 1 : 1.

Le phénotype *microlineatum* apparaît donc déterminé par un gène *Lm*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote, dont l'allèle récessif *lm*, à l'état homozygote *lmlm*, permet la réalisation du phénotype D.

3) Dominance de *flavolineatum* sur *discretum*.

— 7 croisements réalisés entre ♀♀ Lf et ♂♂ Lf ont conduit à des descendances comportant des Lf et des D, en proportion compatible avec un rapport 3 : 1 (175 Lf pour 48 D).

— 2 ♀♀ Lf récoltées dans la nature après fécondation ont donné 93 Lf et 87 D.

— 2 ♀♀ D, également recueillies ovigères, ont fourni 50 Lf et 56 D.

— Des ♀♀ Lf fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Lf) ont donné, pour 9 croisements, 206 Lf et 213 D, en parfait accord avec un rapport 1 : 1.

Le phénotype *flavolineatum* apparaît donc comme déterminé par un gène *Lf*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, provoque la concentration de pigment jaune orangé selon une bande longitudinale médio-dorsale. L'allèle récessif *lf* de *Lf*, à l'état homozygote *lflf*, permet la réalisation du phénotype D.

4) Dominance de *rubrolineatum* sur *discretum*.

— Des ♀♀ Lr fécondées par des ♂♂ Lr ont donné :

• soit uniquement des Lr (12 Lr pour 1 descendance);

• soit des Lr et des D, dans la proportion mendélienne 3 : 1 (99 Lr et 37 D pour 5 descendances).

— Des ♀♀ Lr croisées avec des ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ Lr) ont donné des Lr et des D en nombres statistiquement égaux, selon un rapport 1 : 1 (217 Lr et 187 D pour 12 croisements).

Ces résultats montrent que les individus *rubrolineatum* possèdent dans leur génome un gène *Lr*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, détermine le phénotype Lr; l'allèle récessif *lr* de *Lr*, à l'état homozygote *lrlr*, permet la pigmentation normale du corps.

5) Dominance de *pseudolineatum* sur *discretum*.

— Les croisements effectués entre ♀♀ Lp et ♂♂ Lp ont produit des Lp et des D, en proportion mendélienne 3 : 1 (155 Lp et 55 D nés de 5 croisements).

— 2 ♀♀ Lp recueillies dans la nature après fécondation ont donné 37 Lp et 33 D.

— Des ♀♀ Lp fécondées par des ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Lp) ont fourni, pour 8 descendances, 133 Lp et 139 D, en parfait accord avec une proportion 1 : 1.

Le phénotype *pseudolineatum* dépend de la présence, dans le génome des individus étudiés, d'un gène *Lp*, dominant et autosomique, à l'état homozygote ou hétérozygote, dont l'allèle récessif *lp*, à l'état homozygote *lplp*, permet la réalisation du phénotype D.

6) Dominance de *bilineatum* sur *discretum*.

— 1 ♀ Bl fécondée par 1 ♂ D et 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ Bl ont respectivement donné 12 Bl et 28 Bl.

— 5 ♀♀ Bl fécondées par des ♂♂ Bl ont donné naissance à des Bl et des D en proportion mendélienne 3 : 1 (97 Bl et 32 D).

— 1 ♀ Bl et 1 ♀ D, recueillies ovigères, ont respectivement donné naissance à 33 Bl et 9 D et à 11 Bl et 12 D.

— De 5 croisements réalisés entre ♀♀ Bl et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Bl) sont nés 63 Bl et 71 D, selon une proportion 1 : 1.

Le phéonotype *bilineatum* apparaît donc déterminé par un gène *Bl*, dominant et autosomique, présent à l'état homozygote ou hétérozygote; l'allèle récessif *bl* de *Bl* permet, à l'état homozygote *blbl*, la pigmentation uniforme du corps.

7) Dominance de *inversum* sur *discretum*.

— 1 ♀ D fécondée dans la nature a conduit à une descendance monophénotypique I, soit 79 I.

— Des ♀♀ I fécondées par des ♂♂ I ont donné :

- soit uniquement des I (26 I pour une descendance);
- soit des I et des D dans une proportion 3 : 1 (164 I et 54 D pour 7 croisements).

— 10 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ I et ♂♂ D (ou des croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ I) se composaient de 120 I et de 136 D, selon un rapport 1 : 1.

Le phénotype *inversum* dépend donc de la présence d'un gène *I*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, provoque la répartition très particulière de la pigmentation. L'allèle récessif *i* de *I*, à l'état homozygote *ii*, permet la réalisation du phénotype D.

8) Dominance de *pseudoinversum* sur *discretum*.

— 1 ♀ Ip fécondée par 1 ♂ D et 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ Ip ont respectivement donné 45 Ip et 35 Ip.

— Des croisements réalisés entre Ip ont conduit à des descendances :

• soit uniquement composées de Ip (129 Ip pour 6 croisements);

• soit composées de Ip et de D, en parfait accord avec le rapport mendelien 3 : 1 (95 Ip et 33 D pour 4 croisements).

— 7 croisements réalisés entre ♀♀ Ip et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Ip) ont donné 171 jeunes se répartissant en 79 Ip et 92 D, chiffres qui ne diffèrent pas significativement d'une proportion mendélienne 1 : 1.

Ces résultats nous autorisent à admettre l'existence d'un gène *Ip*, dominant et autosomique, qui détermine, à l'état homozygote ou hétérozygote, le phénotype *pseudoinversum*. L'allèle récessif *ip* de *Ip*, à l'état homozygote *ipip*, permet la réalisation du phénotype fondamental.

9) Dominance de *zonatum sur discretum*.

— 4 ♀♀ Z fécondées par des ♂♂ Z ont donné 91 Z et 33 D selon la proportion 3 : 1.

— 1 ♀ D recueillie dans la nature après fécondation a fourni 12 Z et 11 D.

— 5 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ Z et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ Z) ont conduit à 87 Z et 85 D, en plein accord avec le rapport mendélien 1 : 1.

Comme pour les autres phénotypes, ces résultats nous conduisent à admettre l'existence d'un gène *Z*, dominant et autosomique, qui, à l'état homozygote ou hétérozygote, détermine la répartition du pigment blanc selon un effecteur bien délimité. L'allèle récessif *z* de *Z* permet, à l'état homozygote *zz*, la réalisation du phénotype fondamental.

10) Récessivité des *discretum*.

Les *discretum* apparaissent donc comme récessifs par rapport à tous les autres types structuraux. Ces faits sont d'ailleurs confirmés par les descendances de femelles D, recueillies dans la nature après fécondation, et par les croisements réalisés entre individus *discretum* :

— 12 ♀♀ D recueillies ovigères ont donné 541 D.

— 10 croisements effectués entre ♀♀ D et ♂♂ D ont produit 310 D.

II. *Liaison des différents gènes de structure entre eux.*

Comme chez les autres espèces précédemment étudiées, les croisements nécessaires à l'étude directe des relations existant entre les différents facteurs responsables des phénotypes structuraux ont été effectués à partir d'hybrides prélevés directement dans la nature ou, le plus fréquemment, provenant de croisements initiaux réalisés dans ce but.

1) Liaison du gène *trilineatum* et des gènes *microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum.*

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *trilineatum-microlineatum.* — 2 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ Lm ont donné 18 TlLm, 15 Tl, 21 Lm et 23 D.

— Hybrides *trilineatum-flavolineatum.* — 1 ♀ Tl croisée avec 1 ♂ Lf a donné 13 TlLf et 18 Tl.

7 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ Lf (ou les croisements réciproques : ♀♀ Lf × ♂♂ Tl) ont fourni 192 descendants, répartis en 44 TlLf, 58 Tl, 49 Lf et 41 D.

Hybrides *trilineatum-rubrolineatum.* — 4 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ Lr et 1 croisement entre ♀ Lr et ♂ Tl ont donné naissance à 38 TlLr, 34 Tl, 35 Lr et 33 D.

— Hybrides *trilineatum-pseudolineatum.* — 4 croisements entre ♀♀ Lp et ♂♂ Tl ont fourni 40 TlLp, 44 Tl, 48 Lp et 35 D.

— Hybrides *trilineatum-bilineatum.* — 5 croisements effectués entre ♀♀ Tl et ♂♂ Bl (ou les croisements réciproques : ♀♀ Bl × ♂♂ Tl) ont donné 42 TlBl, 40 Tl, 43 Bl et 40 D.

— Hybrides *trilineatum-inversum.* — 3 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ I ont donné 77 TlI;

1 ♀ Tl fécondée par 1 ♂ I a produit 11 TlI et 17 I;

1 ♀ I fécondée par 1 ♂ Tl a produit 27 TlI et 27 Tl;

enfin, 5 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ I (ou les croisements réciproques : ♀♀ I ♂♂ Tl) ont donné 44 TlI, 46 Tl, 44 I et 45 D.

— Hybrides *trilineatum-pseudoinversum.* — 2 ♀♀ Ip fécondées par des ♂♂ Tl ont produit 34 TlIp;

2 ♀♀ Tl fécondées par des ♂♂ Ip et 2 ♀♀ Ip croisées avec des ♂♂ Tl ont donné 123 jeunes, répartis en 34 TlIp, 27 Tl, 30 Ip et 32 D.

— Hybrides *trilineatum-zonatum.* — 2 croisements entre ♀♀ Tl et ♂♂ Z et 2 croisements réciproques : ♀♀ Z × ♂♂ Tl ont produit 39 TlZ, 39 Tl, 40 Z et 42 D.

Les phénotypes hybrides présentent les trois bandes longitudinales blanches des *trilineatum* auxquelles se superposent les dessins structuraux des phénotypes correspondants. Il n'existe pas de véritable dominance (ou d'épistasie) entre les différents gènes en présence, qui manifestent simultanément leurs potentialités dans la réalisation du phénotype composé, sauf pour le facteur *Lp*, les hybrides *trilineatum-pseudolineatum* ne différant des *trilineatum* typiques que par la teinte blanc sale que prend la bande médio-dorsale.

b) Relation du gène *Tl* et des gènes *Lm, Lf, Lr, Lp, Bl, I, Ip* et *Z.*

— Liaison de *trilineatum* et de *microlineatum.* — 3 croisements réalisés entre ♀♀ TlLm et ♂♂ D et 3 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlLm ont donné 107 Tl et 115 Lm.

— Liaison de *trilineatum* et de *flavolineatum.* — 22 croisements effectués entre ♀♀ TlLf et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ TlLf) ont produit 705 descendants répartis également en 348 Tl et 357 Lf.

— Liaison de *trilineatum* et de *rubrolineatum.* — 9 descendances issues de croisements réalisés entre ♀♀ TlLr et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlLr) ont donné 112 Tl et 117 Lr;

1 ♀ D fécondée par 1 ♂ TlLr a produit 11 Tl, 8 Lr et 1 D.

— Liaison de *trilineatum* et de *pseudolineatum.* — 8 croisements entre ♀♀ TlLp et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlLp) ont donné naissance à 235 jeunes se répartissant en 121 Tl et 114 Lp.

— Liaison de *trilineatum* et de *bilineatum.* — 4 croisements entre

♀♀ TlBl et ♂♂ D et 5 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlBl, ont conduit à la naissance de 153 Tl et 149 Bl.

— Liaison de *trilineatum* et d'*inversum*. — 1 croisement entre hybrides TlI a donné 23 TlI, 11 Tl et 11 I;

1 ♀ TlI fécondée par 1 ♂ I et 1 ♀ I croisée avec 1 ♂ TlI ont produit 27 TlI, 26 Tl et 54 I;

2 ♀♀ TlI fécondées par 1 ♂ Tl ont donné 8 TlI, 16 Tl et 10 I.

Enfin, 10 croisements réalisés entre ♀♀ TlI et ♂♂ D (ou les croisements réciproques des précédents : ♀♀ D × ♂♂ TlI) ont fourni 267 jeunes répartis en 128 Tl et 139 I.

— Liaison de *trilineatum* et de *pseudoinversum*. — 8 descendances obtenues de croisements entre ♀♀ TlIp et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlIp) ont donné, au total, 129 Tl et 137 Ip.

— Liaison de *trilineatum* et de *zonatum*. — Les 8 portées issues de croisements entre ♀♀ TlZ et ♂♂ D (ou des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ TlZ) comportaient 139 Tl et 138 Z.

Ces résultats montrent que pour chaque couple de caractères considéré, il n'y a pas ségrégation indépendante, mais que le gène *trilineatum* est lié à une série *microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*. L'existence d'un *discretum* dans la descendance d'un croisement entre *trilineatum-rubrolineatum* et *discretum* démontre que les gènes *Tl* et *Lr* occupent des loci distincts.

Toute une série d'autres croisements ont été effectués dans le but de vérifier directement la liaison entre eux des gènes liés à *trilineatum*.

2) Liaison du gène *microlineatum* et des gènes *flavolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *microlineatum-flavolineatum*. — 1 seule descendance obtenue d'un croisement entre ♀ Lm et ♂ Lf a donné 14 LmLf, 14 Lm, 12 Lf et 11 D.

— Hybrides *microlineatum-bilineatum*. — 2 croisements entre ♀♀ Bl et ♂♂ Lm ont produit 20 LmBl, 21 Lm, 19 Bl et 24 D.

— Hybrides *microlineatum-inversum* (Pl. XII, fig. 3). — 2 descen-

dances issues de croisements entre ♀♀ Lm et ♂♂ I ont donné 15 LmI, 17 Lm, 19 I et 22 D.

Hybrides *microlineatum-pseudoinversum*. — 1 ♀ Lm fécondée par 1 ♂ Ip a produit 23 LmIp et 18 Ip; 1 ♀ Lm croisée avec 1 ♂ Ip a donné 11 LmIp, 9 Lm, 13 Ip et 15 D.

— Hybrides *microlineatum-zonatum*. — 1 ♀ Lm fécondée par 1 ♂ Z a produit 43 descendants se répartissant en 13 LmZ, 9 Lm, 6 Z et 15 D.

Les phénotypes hybrides présentent l'étroite bande médio-dorsale blanche des *microlineatum* à laquelle se superposent les dessins structuraux des phénotypes majeurs considérés.

b) Relation du gène *Lm* et des gènes *Lf, Bl, I, Ip* et *Z*.

— Liaison de *microlineatum* et de *flavolineatum*. — 3 ♀♀ D fécondées par 1 ♂ LmLf ont fourni 57 Lm et 54 Lf.

— Liaison de *microlineatum* et de *bilineatum*. — 4 croisements entre ♀♀ LmBl et ♂♂ D et 3 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LmBl ont donné, au total, 201 descendants répartis en 98 Lm et 103 Bl.

— Liaison de *microlineatum* et d'*inversum*. — 3 croisements réalisés entre ♀♀ D et ♂♂ LmI ont produit 46 Lm, 51 I et 1 D.

— Liaison de *microlineatum* et de *pseudoinversum*. — 3 croisements entre ♀♀ LmIp et ♂♂ D et 1 croisement réciproque : ♀ D × ♂ LmIp, ont produit 66 Lm et 63 Ip.

— Liaison de *microlineatum* et de *zonatum*. — 3 ♀♀ D fécondées par 1 ♂ LmZ ont donné 45 Lm et 40 Z.

La présence de deux catégories phénotypiques seulement dans les descendances conduit à admettre la liaison du gène *Lm* et des gènes *Lf, Bl, I, Ip* et *Z*. Par ailleurs, la naissance d'un *discretum* dans la descendance d'un croisement entre *microlineatum-inversum* et *discretum* prouve que les gènes *Lm* et *I* sont bien distincts, mais étroitement liés.

3) Liaison du gène *flavolineatum* et des gènes *rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *flavolineatum-rubrolineatum*. — 1 ♀ Lf fécondée par

1 ♂ Lr a donné 8 LfLr et 7 Lf; 7 croisements entre ♀♀ Lf et ♂♂ Lr et 3 croisements réciproques : ♀♀ Lr × ♂♂ Lf, ont produit 56 LfLr, 55 Lf, 51 Lr et 49 D.

— Hybrides *flavolineatum-pseudolineatum*. — 1 ♀ Lf croisée avec 1 ♂ Lp a donné 11 LfLp, 13 Lf, 11 Lp et 12 D.

— Hybrides *flavolineatum-bilineatum*. — 1 ♀ Lf fécondée par 1 ♂ Bl a donné 6 LfBl et 8 Bl; 5 croisements entre ♀♀ Lf et ♂♂ Bl ont produit 38 LfBl, 43 Lf, 36 Bl et 39 D.

— Hybrides *flavolineatum-inversum*. — 3 croisements entre ♀♀ I et ♂♂ Lf et 1 croisement réciproque : ♀ Lf × ♂ I, ont conduit à la naissance de 33 LfI, 32 Lf, 23 I et 31 D.

— Hybrides *flavolineatum-pseudoinversum*. — 3 ♀♀ Ip fécondées par des ♂♂ Lf ont produit 29 LfIp, 27 Lf, 28 Ip et 26 D.

— Hybrides *flavolineatum-zonatum*. — 1 ♀ Lf récoltée ovigère dans la nature a donné 11 LfZ, 11 Lf, 11 Z et 9 D; 2 ♀♀ Lf fécondées par 1 ♂ Z ont fourni 20 LfZ, 18 Lf, 18 Z et 26 D.

Les phénotypes hybrides participent à la fois des deux phénotypes composants; ils possèdent donc tous la bande médio-dorsale jaune des *flavolineatum* quelque peu masquée, cependant, au niveau des premiers segments thoraciques libres chez les *flavolineatum-pseudolineatum*, les *flavolineatum-inversum* et les *flavolineatum-pseudoinversum*. Les *flavolineatum-rubrolineatum* ne se distinguent des *rubrolineatum* typiques que par la teinte particulière rouge orangé que prend la bande médio-dorsale en présence du gène *Lf*.

b) Relation du gène *Lf* et des gènes *Lr, Lp, Bl, I, Ip* et *Z*.

— Liaison de *flavolineatum* et de *rubrolineatum*. — 5 croisements entre ♀♀ LfLr et ♂♂ D et 4 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LfLr ont donné 119 Lf et 126 Lr.

— Liaison de *flavolineatum* et de *pseudolineatum*. — 5 croisements réalisés entre ♀♀ LfLp et ♂♂ D ont produit 63 Lf et 67 Lp.

— Liaison de *flavolineatum* et de *bilineatum*. — 4 descendances issues de croisements entre ♀♀ LfBl et ♂♂ D et 3 descendances provenant des croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LfBl ont donné 270 jeunes répartis en 133 Lf et 137 Bl.

— Liaison de *flavolineatum* et d'*inversum*. — 7 croisements entre ♀♀ LfI et ♂♂ D et 8 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LfI ont produit, au total, 226 Lf et 230 I; 1 ♀ LfI fécondée par 1 ♂ D a donné, par ailleurs, 11 LfI et 10 D.

— Liaison de *flavolineatum* et de *pseudoinversum*. — 4 croisements effectués entre ♀♀ LfIp et ♂♂ D ont donné 79 Lf et 81 Ip.

— Liaison de *flavolineatum* et de *zonatum*. — 3 descendances issues de croisements entre ♀♀ D et ♂♂ LfZ ont produit 49 Lf et 53 Z.

L'ensemble de ces résultats confirme directement la liaison du gène *Lf* et des gènes *Lr, Lp, Bl, I, Ip* et *Z*. D'autre part, la naissance de 11 *flavolineatum-inversum* et de 10 *discretum* d'un croisement entre *flavolineatum-inversum* et *discretum* démontre que les gènes *Lf* et *I* occupent bien des loci voisins, mais distincts.

4) Liaison du gène *rubrolineatum* et des gènes *pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *rubrolineatum - pseudolineatum*. — 2 croisements entre ♀♀ Lr et ♂♂ Lp et 3 croisements réciproques : ♀♀ Lp × ♂♂ Lr ont conduit à la naissance de 60 LrLp, 63 Lr, 59 Lp et 58 D.

— Hybrides *rubrolineatum-bilineatum*. — 1 ♀ Lr fécondée par 1 ♂ Bl a donné 12 LrBl, 10 Lr, 15 Bl et 11 D.

— Hybrides *rubrolineatum-inversum*. — 2 ♀♀ Lr fécondées par des ♂♂ I et 3 ♀♀ I croisées avec des ♂♂ Lr ont donné 26 LrI, 36 Lr, 37 I et 36 D.

— Hybrides *rubrolineatum - pseudoinversum*. — 2 croisements entre ♀♀ Lr et ♂♂ Ip et 2 croisements réciproques : ♀♀ Ip × ♂♂ Lr ont produit 32 LrIp, 36 Lr, 27 Ip et 31 D.

— Hybrides *rubrolineatum-zonatum*. — 1 ♀ Z croisée avec 1 ♂ Lr a donné 8 LrZ, 10 Lr, 12 Z et 9 D.

Ces phénotypes hybrides présentent les dessins de structure des phénotypes correspondants auxquels se superpose la bande médio-dorsale rouge brique des *rubrolineatum*, assez nettement masquée, cependant, chez les *rubrolineatum-pseudolineatum*.

b) Relation du gène *Lr* et des gènes *Lp, Bl, I, Ip* et *Z*.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *pseudolineatum*. — 4 croisements entre ♀♀ LrLp et ♂♂ D et 4 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LrLp ont donné 95 Lr et 106 Lp.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *bilineatum*. — 6 descendances issues de croisements entre ♀♀ LrBl et ♂♂ D ont produit 212 jeunes se répartissant en 99 Lr et 113 Bl.

— Liaison de *rubrolineatum* et d'*inversum*. — 10 croisements entre ♀♀ LrI et ♂♂ D (ou les croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LrI) ont donné 118 Lr et 130 I.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *pseudoinversum*. — 3 croisements effectués entre ♀♀ LrIp et ♂♂ D ont produit 69 Lr et 61 Ip.

— Liaison de *rubrolineatum* et de *zonatum*. — 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ LrZ a donné 19 Lr et 18 Z.

Ces résultats confirment que les caractères *Lf* et *Lp, Bl, I, Ip et Z* ne subissent pas de ségrégation indépendante et qu'ils sont bien des caractères liés.

5) Liaison du gène *pseudolineatum* et des gènes *bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *pseudolineatum-bilineatum*. — 2 ♀♀ Lp fécondées par 1 ♂ Bl ont donné 29 LpBl et 24 Lp; 1 ♀ Bl croisée avec 1 ♂ Lp a donné 12 LpBl, 15 Lp, 9 Bl et 11 D.

— Hybrides *pseudolineatum-inversum*. — 3 descendances de croisements entre ♀♀ Lp et ♂♂ I ont produit 28 LpI, 25 Lp, 30 I et 37 D.

— Hybrides *pseudolineatum-pseudoinversum* (Pl. XII, fig. 4). — 2 ♀♀ Lp fécondées par 1 ♂ Ip ont donné 19 LpIp, 15 Lp, 23 Ip et 18 D.

— Hybrides *pseudolineatum-zonatum*. — 2 croisements entre ♀♀ Lp et ♂♂ Z et 2 croisements réciproques : ♀♀ Z × ♂♂ Lp, ont produit, au total, 35 LpZ, 35 Lp, 30 Z et 45 D.

Les phénotypes hybrides participent à la fois des deux phénotypes composants; ils possèdent donc tous le complexe de la bande médio-dorsale caractéristique des *pseudolineatum*.

b) Relation du gène *Lp* et des gènes *Bl, I, Ip* et *Z*.

— Liaison de *pseudolineatum* et de *bilineatum*. — 4 croisements entre ♀♀ LpBl et ♂♂ D et 1 croisement d'une ♀ D avec 1 ♂ LpBl ont donné 56 Lp et 61 Bl.

— Liaison de *pseudolineatum* et d'*inversum*. — 5 ♀♀ LpI croisées avec des ♂♂ D ont produit 63 Lp et 49 I.

— Liaison de *pseudolineatum* et de *pseudoinversum*. — 1 croisement entre 1 ♀ LpIp et 1 ♂ D et 3 croisements entre ♀♀ D et ♂♂ LpIp ont donné 40 Lp et 42 Ip.

— Liaison de *pseudolineatum* et de *zonatum*. — 7 croisements entre ♀♀ LpZ et ♂♂ D et 3 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ LpZ ont fourni, au total, 95 Lp et 121 Z.

La présence de deux catégories seulement de descendants dans chacune des séries mentionnées démontre directement que le couple d'allèles *Lp* et *lp* est porté par la même paire de chromosomes que les couples *Bl* et *bl, I* et *i, Ip* et *ip, Z* et *z*.

6) Liaison du gène *bilineatum* et des gènes *inversum, pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *bilineatum-inversum*. — 1 ♀ I fécondée par 1 ♂ Bl a donné 8 BlI, 10 Bl, 7 I et 7 D.

— Hybrides *bilineatum-pseudoinversum*. — 2 croisements entre ♀♀ Bl et ♂♂ Ip ont produit 19 BlIp, 12 Bl, 19 Ip et 16 D.

— Hybrides *bilineatum-zonatum*. — 1 ♀ Bl fécondée par 1 ♂ Z a donné 8 BlZ et 12 Bl; 1 ♀ Bl croisée avec 1 ♂ Z et 1 ♀ Z croisée avec 1 ♂ Bl ont fourni 14 BlZ, 18 Bl, 22 Z et 18 D.

Ces hybrides qui présentent les bandes marginales blanches des *bilineatum* diffèrent, cependant, de ces derniers par la présence des plages blanches des *inversum*, des *pseudoinversum* et des *zonatum*.

b) Relation du gène *Bl* et des gènes *I, Ip* et *Z*.

— Liaison de *bilineatum* et d'*inversum*. — 4 descendances issues de croisements entre ♀♀ D et ♂♂ BlI ont donné 55 Bl et 49 I.

— Liaison de *bilineatum* et de *pseudoinversum*. — 2 croisements entre ♀♀ BlIp et ♂♂ D et 3 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ BlIp ont fourni, au total, 53 Bl et 44 Ip.

— Liaison de *bilineatum* et de *zonatum*. — 3 croisements entre ♀♀ BlZ et ♂♂ D et 8 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ BlZ ont produit 295 jeunes se répartissant également en 156 Bl et 139 Z.

L'apparition de deux catégories seulement de descendants dans ces portées confirme pleinement la liaison du gène *Bl* et des gènes *I*, *Ip* et *Z*.

7) Liaison du gène *inversum* et des gènes *pseudoinversum* et *zonatum*.

a) Obtentions d'hybrides.

— Hybrides *inversum-pseudoinversum*. — 3 croisements entre ♀♀ Ip et ♂♂ I ont donné 43 I, 19 Ip et 21 D.

— Hybrides *inversum-zonatum*. — 2 croisements entre ♀♀I et ♂♂ Z ont produit 17 IZ, 14 I, 16 Z et 19 D.

Malgré un tri minutieux, il est impossible de séparer les hybrides *inversum-pseudoinversum* des *inversum* typiques. Le rapport de 2 *inversum* pour 1 *pseudoinversum* et 1 *discretum*, observé dans les descendances de croisements réalisés entre *inversum* et *pseudoinversum*, montre l'épistasie complète du gène *I* sur le gène *Ip*. Les hybrides *inversum-zonatum* offrent simultanément les dessins des phénotypes composants.

b) Relation du gène *I* et des gènes *Ip* et *Z*.

— 3 descendances nées de croisements réalisés entre D et I provenant des croisements initiaux entre I et Ip ont conduit à la naissance de 41 I et 44 Ip.

— Liaison d'*inversum* et de *zonatum*. — 3 croisements entre ♀♀ IZ et ♂♂ D et 2 croisements réciproques : ♀♀ D × ♂♂ IZ ont donné 80 I et 72 Z.

Comme dans toutes les séries précédemment étudiées, ces résultats établissent clairement que les caractères considérés ne subissent pas de ségrégation indépendante et qu'ils sont des facteurs liés. Etant

donné la ressemblance des phénotypes *inversum* et *pseudoinversum*, il est même possible d'envisager l'hypothèse d'un simple allélisme de ces gènes, et par conséquent, la simple dominance de *I* sur *Ip*.

III. *Étude du gène* hesperidum. *Liaison de ce gène et des gènes structuraux.*

Le déterminisme génétique du phénotype *hesperidum* se trouve nettement démontré par l'analyse des quelques croisements réussis entre des *hesperidum* et des *trilineatum*, des *microlineatum*, des *flavolineatum*, des *bilineatum*, des *pseudoinversum* et des *zonatum*. L'étude des hybrides a permis, d'autre part, d'établir la liaison de ce gène de nature des pigments et des gènes structuraux.

1) Obtention d'hybrides.

— Hybrides *hesperidum-trilineatum*. — 1 ♀ Tl fécondée par 1 ♂ HD a donné 8 HTl, 6 Tl, 5 HD et 10 D.

— Hybrides *hesperidum-flavolineatum*. — 1 ♀ Lf fécondée par 1 ♂ HD a donné 6 HLf, 10 Lf, 8 HD et 8 D.

— Hybrides *hesperidum-bilineatum*. — 1 ♀ HD croisée avec 1 ♂ Bl a produit 15 HBl, 17 Bl, 14 HD et 19 D.

— Hybrides *hesperidum-pseudoinversum*. — 1 ♀ HD fécondée par 1 ♂ Ip et 1 ♀ Ip croisée avec 1 ♂ HD ont donné, au total, 19 HIp, 15 Ip, 21 HD et 17 D.

—Hybrides *hesperidum-zonatum*. — 1 ♀ HD fécondée par 1 ♂ Z a produit 8 HZ, 11 Z, 10 H et 7 D.

A la naissance, les hybrides avec *hesperidum* sont d'une teinte assez uniforme jaune-brun clair sur laquelle tranchent plus ou moins nettement les bandes longitudinales blanches des *trilineatum*, des *microlineatum* et des *bilineatum*. Au cours des premiers stades, la pigmentation jaune s'atténue progressivement au profit de la teinte grise normale, cependant que les dessins structuraux des phénotypes composants se matérialisent peu à peu. Seul le tri des *hesperidum-flavolineatum* demeure très délicat, encore qu'ils présentent un bande médio-dorsale d'un jaune plus franc qui en permet la détermination.

2) Relation du gène *H* et des gènes *Tl, Lm, Lf, Bl, Ip* et Z.

— Liaison de *hesperidum* et de *trilineatum*. — 2 ♀♀ HTl croisées avec 1 ♂ D ont donné 47 H et 51 Tl.

— Liaison de *hesperidum* et de *microlineatum*. — 1 ♀ D fécondée par 1 ♂ HLmIp récolté dans la nature, a donné 24 HIp et 23 Lm.

— Liaison de *hesperidum* et de *flavolineatum*. — 1 ♀ HLf, prélevée dans la nature après fécondation, a produit 35 H et 38 Lf.

— Liaison de *hesperidum* et de *bilineatum*. — 1 ♀ D croisée avec 1 ♂ HBl a donné 36 H et 28 Bl.

— Liaison de *hesperidum* et de *zonatum*. — 1 ♀ HZ fécondée par 1 ♂ Lm a produit 10 H, 13 HLm, 14 LmZ et 11 Z.

Ces données expérimentales conduisent à supposer l'existence d'un gène autosomique et dominant *H*, responsable à l'état homozygote ou hétérozygote de la pigmentation jaunâtre des individus *hesperidum;* l'allèle récessif *h* de *H* permet, à l'état homozygote *hh*, la réalisation de la teinte grise fondamentale.

D'autre part, l'analyse des descendances des croisements réalisés entre individus de phénotype hybride et *discretum* normaux, montre, que pour chaque couple de facteurs considéré, il n'y a pas ségrégation indépendante, mais que le gène *hesperidum* est respectivement lié aux gènes *trilineatum, microlineatum, flavolineatum, bilineatum, pseudoinversum* et *zonatum*. La liaison entre eux de l'ensemble des gènes structuraux nous permet d'affirmer la liaison de *hesperidum* et de *rubrolineatum, pseudolineatum* et *inversum*.

C. — Résumé et conclusions

Les gènes responsables des phénotypes *trilineatum, microlineatum, flavolineatum, rubrolineatum, pseudolineatum, bilineatum, inversum, pseudoinversum* et *zonatum*, tous autosomiques et dominants par rapport au phénotype *discretum*, considéré comme type fondamental, sont tous liés entre eux. Excepté pour les facteurs *Tl* et *Lp* (*Tl* est épistatique sur *Lp*) et *I* et *Ip* (*I* est épistatique sur *Ip*), il n'existe pas

de véritable relation d'épistasie entre ces différents gènes qui manifestent partiellement et simultanément leurs potentialités dans la réalisation des phénotypes hybrides.

Le gène de nature des pigments *hesperidum,* autosomique et dominant par rapport au facteur de pigmentation normale grise, est lié aux différents gènes de structure.

Certains phénotypes décrits par Consiglio (*rufum, aurantiacum* et *roseum*) ou par Kerambrun (*pseudoflavolineatum* et *lunulatum* n'ont pas été analysés, car ils n'ont pas été retrouvés dans les populations naturelles du Canal de Caen à la Mer, de Penzé, de Kiel, de l'étang du Canet et de l'étang de Berre.

Sans m'attacher à donner une analyse exhaustive de la distribution des types de coloration, je signalerai brièvement les différences que présentent ces populations quant à la nature et l'ampleur de leur polychromatisme.

Population du Canal de Caen à la Mer.

Les *discretum, trilineatum, inversum* et *pseudoinversum* sont abondants. Dans un échantillon d'environ un millier d'individus, figuraient quelques *bilineatum,* d'ailleurs assez peu nets, 1 mâle *microlineatum* et une femelle *rubrolineatum.* Les *flavolineatum,* les *zonatum* et les *pseudolineatum* semblent faire totalement défaut.

Population de Penzé.

Un prélèvement d'une cinquantaine d'individus renfermait des *discretum,* des *inversum,* des *pseudoinversum* et des *flavolineatum.*

Population de Kiel.

Dans un échantillon d'une trentaine de Sphéromes, figuraient des *discretum,* des *trilineatum,* des *pseudoinversum* et des *pseudolineatum,* non repérés jusqu'à présent dans toute autre station.

Population de l'étang du Canet.

Les *discretum,* les *bilineatum,* les *zonatum,* les *trilineatum,* les *inversum* et les *pseudoinversum* sont abondants; les *rubrolineatum,* les *flavolineatum* et les *microlineatum* ne sont pas rares.

Population des Salins de Berre.

Un prélèvement d'une trentaine d'individus dans un canal d'irrigation des salins de Berre renfermait, en mélange avec des *discretum,* un certain nombre de *bilineatum,* de *zonatum,* de *flavolineatum,* de *microlineatum* et quelques *hesperidum.*

CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE COMPARÉE DES POLYCHROMATISMES DES DIVERSES ESPÈCES DE *SPHAEROMA*

Il convient, comme conclusion de la deuxième partie de ce travail, de comparer les polychromatismes spécifiques qui viennent d'être étudiés sous leurs aspects descritif et génétique et d'examiner dans quelle mesure cette synthèse autorise quelques déductions quant à la position relative des espèces analysées.

A. — Ressemblances et dissemblances entre les polychromatismes spécifiques

Pour les quatre espèces *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri,* la grande majorité des individus appartient à un phénotype *discretum,* très semblable dans toutes les formes. Ce phénotype est le plus simple de tous ceux qui ont été observés dans les populations naturelles; il s'apparente de très près au phénotype *discretum* de *S. serratum,* cette dernière espèce paraissant être seule à présenter un phénotype encore plus simple : *albicans,* vraiment uniforme.

Le phénotype *flavolineatum* est également réalisé dans les quatre espèces étudiées à l'occasion de ce travail; le phénotype *microlineatum* est connu chez les *bocqueti,* les *rugicauda* et les *hookeri;* le phénotype *pseudolineatum* est commun aux *monodi,* aux *rugicauda* et aux *hookeri;* les phénotypes *trilineatum, rubrolineatum* et *maculatum* ont été recensés chez les *rugicauda* et les *hookeri;* les phénotypes *bilineatum* et *inversum* sont représentés chez les *monodi* et les *hookeri.*

Par ailleurs, le phénotype *signatum* est commun aux *serratum,* aux *monodi* et aux *rugicauda;* le phénotype *bimaculatum* a été rencontré chez les *serratum,* les *monodi* et les *bocqueti;* le phénotype *lineatum*

est commun aux *serratum* et aux *monodi;* enfin, des phénotypes *ornatum* ont été définis chez les *serratum* et les *bocqueti.*

La teinte la plus fréquente chez la plupart des individus varie du gris plus ou moins sombre au brun noirâtre. Cependant, les différents types structuraux sont parfois associés à d'autres facteurs de coloration correspondant aux mutations « rouges » définies chez *S. serratum* et qui sont *rubrum, aurantiacum, luteum* et *hesperidum.*

Le phénotype *rubrum* a été reconnu chez les *monodi* et Consiglio signale un phénotype voisin, *rufum,* chez les *hookeri;* le phénotype *luteum* est réalisé chez les *bocqueti* et les *rugicauda*; enfin, le phénotype *hesperidum* a été reconnu chez les *bocqueti* et les *hookeri.*

Ces faits suffisent à mettre en évidence des séries de phénotypes parallèles communs à toutes ou à plusieurs des espèces, témoignant d'une uniformité génique certaine des différentes espèces.

Quelques phénotypes de structure ou de pigmentation ne semblent cependant réalisés que dans une espèce particulière. C'est ainsi que le phénotype *unimaculatum* n'a été rencontré que chez *S. bocqueti* et que les phénotypes *medio-purpureum, zonatum* et *album* n'existent respectivement que chez les *rugicauda,* les *hookeri* et les *monodi.* D'autre part, certains phénotypes que j'ai désignés par le même qualitatif et symbolisés par les mêmes lettres diffèrent pourtant, d'une espèce à l'autre, par des traits plus ou moins marquants. Le phénotype *flavolineatum* de *S. bocqueti,* qui se caractérise naturellement par l'existence d'une bande longitudinale médio-dorsale jaune, diffère notablement des phénotypes *flavolineatum* de *S. monodi, S. rugicauda* et *S. hookeri* par l'allure même de la bande jaune et par la pigmentation particulièrement foncée du reste du corps. Les plages blanches caractéristiques du phénotype *bimaculatum* sont très réduites chez *S. bocqueti* et largement développées chez *S. monodi.* Le phénotype *ornatum,* ainsi défini chez *S. bocqueti* en raison de sa pigmentation résultant de la juxtaposition de plages claires et rouge brun, s'écarte également du phénotype *ornatum* de *S. serratum.*

Cependant, ces différences dans les aspects phénotypiques ne représentent certainement que des modifications secondaires et peu importantes par rapport à un système génique fondamental.

Il semble d'ailleurs probable que la prospection de nouvelles

populations des espèces faisant l'objet de cette étude permettra d'ajouter encore quelques autres ressemblances ou dissemblances à celles qui viennent d'être signalées.

B. — Mutations parallèles dans les différentes formes

Les diverses relations entre espèces dont témoignent les ressemblances et différences phénotypiques qui viennent d'être rappelées doivent être également analysées au niveau génique.

Dans un chapitre antérieur, j'ai insisté sur le problème difficile que soulève la notion d'homologie génique. Les gènes que j'ai nommés de la même manière, dans les différentes espèces, peuvent-ils être réellement considérés comme homologues ?

Il semble que la réponse à cette question ne puisse offrir le même degré de sécurité suivant que l'on considère tel ou tel groupe d'espèces : la situation génétique est en effet fort différente chez *S. serratum* et chez l'ensemble des quatre autres espèces.

Les phénotypes majeurs de *S. serratum* sont déterminés par des gènes autosomiques constituant une série épistatique d'allèles indépendants, alors que l'ensemble des résultats acquis pour les espèces *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri* prouve que les gènes, également autosomiques, responsables des différents aspects colorés sont tous liés.

Il paraît donc plus difficile, par exemple, d'admettre l'homologie des gènes *discretum* de *S. serratum* et de *S. monodi* que celle des gènes *discretum* de *monodi* et de *hookeri, rugicauda* ou *bocqueti.*

Mais il est sans doute raisonnable, du moins en première analyse (mais les Sphéromes ne constituent pas un matériel de génétique formelle suffisamment favorable pour qu'on puisse espérer dépasser beaucoup ce niveau), de supposer que chaque phénotype n'est déterminé que par un seul gène et que des phénotypes semblables, d'une espèce à l'autre, sont l'expression de mutations parallèles.

Deux séries d'arguments complémentaires parlent d'ailleurs en faveur de telles mutations parallèles.

En premier lieu, des liaisons semblables existent entre des gènes de structure et de couleur chez *serratum* et diverses espèces du groupe *monodi, bocqueti, rugicauda, hookeri.*

Le gène *signatum,* rencontré chez *S. serratum, S. monodi.* et *S. rugicauda* est lié au gène *luteum,* dont dépend la nature du pigment des chromatophores. De même, un autre gène de pigmentation, *rubrum,* est lié au gène *lineatum* que possèdent en commun les *S. serratum* et les *S. monodi.*

En second lieu, les crossing-over, pourtant rares chez les Sphéromes, s'observent entre les mêmes gènes dans certaines espèces.

La naissance de 11 Lf I et 10 D à partir d'un croisement ♀ Lf I et ♂ D, pour l'espèce *hookeri,* montre que la ♀ Lf I résultait d'un crossing-over entre les gènes *Lf* et *I* ayant permis leur recombinaison; ces gènes demeurent, par conséquent, associés jusqu'à ce qu'un nouveau crossing-over entre leurs loci les dissocie. De même, pour l'espèce *monodi,* l'obtention de 50 Lf I, 44 D, 1 Lf et 1 I à partir d'un croisement ♀ Lf I ⧹ ♂ D confirme également que les gènes *Lf* et *I* sont liés et que leurs loci sont le siège d'un faible pourcentage de crossing-over.

Au début de mes recherches, j'avais espéré pouvoir établir, pour chacune des espèces *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri,* la carte du chromosome portant les mutants responsables du polychromatisme : la comparaison des cartes chromosomiques aurait permis d'affirmer ou d'infirmer l'homologie des facteurs responsables des phénotypes semblables dans les différentes espèces. Malheureusement, ce projet s'est vite révélé illusoire, les crossing-over étant si exceptionnels que le choix entre l'hypothèse d'un polyallélisme et celle de l'existence de gènes distincts, mais étroitement liés, reste parfois très délicat.

La notion de super-gène a été proposée pour rendre compte de telles situations, fréquentes dans les espèces présentant un polychromatisme génétique. E. B. Ford définit le super-gène en ces termes : « When the loci are so close together that a crossing-over between them is extremely uncommon, so that they form a super-gene, the effect will simulate that of multiple allelism : unless, of course, a recognizable inversion be involved, when the difference may be detected cytologically. Otherwise it is only when mutation, or a rare chiasma in the right place, occurs that the distinction may become evident ».

Il est peu probable que les Sphéromes permettent jamais des recherches poussées de cytogénétique, mais on peut dire que les gènes du polychromatisme des espèces étudiées jusqu'ici, exception faite de *S. serratum*, sont rassemblés en un super-gène et qu'il est probable que les super-gènes de *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri* sont partiellement homologues.

C. — Polychromatisme et position respective des différentes espèces à l'intérieur du genre *Sphaeroma*

Il semble donc possible, quelles que soient les incertitudes qui peuvent encore exister sur l'homologie véritable de certains facteurs du polychromatisme, d'appliquer aux Sphéromes la loi de Vavilov (1922), encore appelée loi des séries homologues ou loi des variations homologues.

Bocquet (1953) a rappelé que si « la plupart des exemples invoqués par Vavilov n'impliquaient qu'une ressemblance phénotypique », cette règle prenait « toute sa portée dans le cadre de la variation génotypique ».

Les distances systématiques inter-spécifiques peuvent donc être évaluées par l'inverse du nombre des ressemblances phénotypiques et génétiques signalées pages 649-650. Elles sont de :

1/7 entre *rugicauda* et *hookeri*
1/5 entre *hookeri* et *monodi*
1/4 entre *rugicauda* et *monodi*
1/4 entre *serratum* et *monodi*
1/3 entre *hookeri* et *bocqueti*
1/3 entre *rugicauda* et *bocqueti*
1/3 entre *bocqueti* et *monodi*
1/3 entre *serratum* et *bocqueti*
1/2 entre *serratum* et *rugicauda*
1 entre *serratum* et *hookeri.*

Il n'est pas question d'attribuer une valeur trop rigoureuse aux chiffres précédents, mais ils montrent :

1° que *serratum* se place bien à l'écart des quatre autres espèces, ce que confirme l'indépendance de ses gènes de polychromatisme;

2° que, à l'opposé de *serratum*, *rugicauda* et *hookeri* forment un couple d'espèces très voisines;

3° que *monodi* et *bocqueti* se situent entre les formes précédentes, *monodi* paraissant un peu moins éloignée que *bocqueti* tant de *serratum* que du couple *rugicauda-hookeri*.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le parallélisme des conclusions de la première et de la deuxième partie de ce travail, étayées pourtant sur des observations de nature fort différente, est un gage de la validité des résultats acquis quant à la position systématique respective des cinq espèces de Sphéromes étudiées jusqu'ici par les différents biais qu'exige toute étude de systématique évolutive.

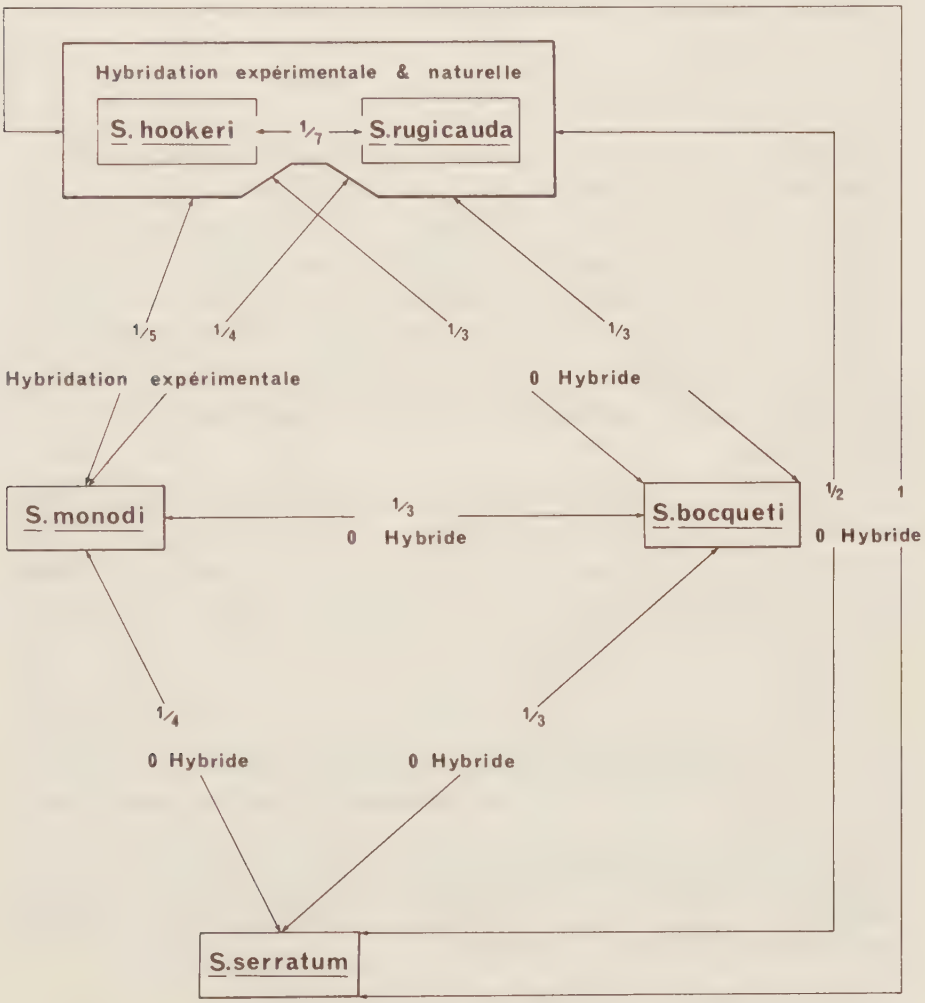
Il est particulièrement probant de réunir les données acquises en un schéma évidemment encore fort imparfait, mais dont les grandes lignes peuvent être considérées comme solidement établies.

Tant par ses caractères morphologiques et son isolement reproductif que par sa structure génétique, l'espèce *S. serratum* se situe nettement à part de toutes les autres. Un extrême opposé est constitué par les *S. rugicauda* et *S. hookeri*, dont l'hybridation inter-spécifique expérimentale est facile, dont l'hybridation naturelle a été mise en évidence, dont les ressemblances phénotypiques et génotypiques sont frappantes. Sensiblement à mi-distance entre les formes précédentes, et séparées l'une de l'autre par un écart approximativement égal à ceux qui les écartent des *serratum* et des *rugicauda-hookeri*, se placent les espèces *monodi* et *bocqueti*, *monodi* apparaissant toutefois, surtout par ses capacités d'hybridation expérimentale avec *rugicauda-hookeri*, comme un peu plus proche de ces dernières espèces que *bocqueti*.

Il convient maintenant de discuter, encore que cela nous fasse entrer dans un domaine plus spéculatif, de la signification évolutive d'une telle mise en place statique de quelques espèces actuelles.

Ce problème ne peut, dans l'état actuel de nos connaissances, être sérieusement abordé que pour *S. serratum* d'une part, et pour le couple d'espèces jumelles *hookeri-rugicauda* d'autre part.

Remarquons tout d'abord que *S. serratum* est une espèce franchement marine qui, à ce seul titre, peut être considérée comme relativement primitive, les Isopodes d'eaux saumâtres, d'eaux douces ou terrestres dérivant sûrement de formes marines. D'autre part, selon



E. B. Ford (1964), la condensation en un super-gène des facteurs responsables du polychromatisme ne se réalise que graduellement au cours de l'évolution d'un groupe animal; par la répartition sur plusieurs chromosomes de ses gènes de polychromatisme, *serratum* apparaît ainsi comme une forme archaïque par rapport aux *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri.* Par son inféodation à des milieux saumâtres euryhalins, le couple d'espèces jumelles *hookeri-rugicauda* représente probablement, à l'opposé de *S. serratum,* un terme ultime de l'évolution actuelle des Sphéromes.

Ces considérations ne tendent nullement à faire de *S. serratum* l'espèce ancestrale dont sont dérivées les autres formes du genre *Sphaeroma,* genre dont le centre de différenciation est classiquement situé dans la Méditerranée occidentale; aucune filiation certaine ne peut davantage être établie entre *S. serratum, S. monodi* et *S. bocqueti,* espèces également marines, et le couple *hookeri-rugicauda.* La systématique, qu'elle soit formelle ou évolutive, des Sphéromes actuels est encore beaucoup trop mal connue pour autoriser de telles déductions. Toutefois, la ressemblance toute particulière des deux dernières espèces, leur adaptation à des conditions écologiques fort semblables suggèrent qu'elles résultent d'une scission probablement récente d'une même espèce.

On peut espérer toutefois que des recherches biométriques, actuellement en cours, apporteront des évaluations quantitatives plus précises sur les positions systématiques respectives des espèces déjà bien connues et que, dans l'avenir, de nouvelles recherches permettront à d'autres espèces, déjà décrites ou encore inconnues, d'intégrer dans le groupe des formes utilisables à des fins évolutives.

Dans un domaine moins aléatoire, signalons enfin que la connaissance du déterminisme génétique des espèces *monodi, rugicauda* et *hookeri* dont les espèces sont bien représentées sur nos côtes et dont les populations, comme nous l'avons signalé au passage, présentent des structures phénotypiques et génétiques assez variées, autorisera le développement de travaux de génétique évolutive parallèles à ceux qui seront poursuivis sur *S. serratum.*

RÉSUMÉ

Les *Sphaeroma* (Isopodes Flabellifères), par la réalisation de leur élevage, par leur morphologie et leur biologie comparées, par la possibilité d'une certaine hybridation inter-spécifique et par l'analyse comparée de leur polychromatisme, fournissent un matériel favorable à des recherches de génétique évolutive.

Indépendamment de *S. serratum*, dont l'étude génétique a été faite dès 1951 (Bocquet, Lévi, Teissier) quatre autres espèces, *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* et *S. hookeri*, choisies en raison de leur abondance et de leur riche polychromatisme, ont fait l'objet de nos investigations.

Pour chaque espèce, seuls les caractères morphologiques spécifiques offrant une valeur taxonomique différentielle ont été définis à partir d'individus mâles prélevés dans la nature ou provenant de descendances obtenues au Laboratoire et maintenues dans des conditions standard. L'ornementation du premier péréiopode et notamment la phanérotaxie de son propodite fournit des caractères décisifs pour la détermination des différentes espèces; cependant, d'autres particularités morphologiques (forme et ornementation du pléotelson et du maxillipède, soies antennaires, exopodite des uropodes) offrent également une importance particulière pour la comparaison morphologique des différentes espèces.

Les formes étudiées présentent aussi des différences biologiques et des préférences écologiques. Deux espèces d'eaux saumâtres, *S. rugicauda* et *S. hookeri* se caractérisent par un développement sexuel plus précoce que celui des espèces purement marines, *S. monodi, S. bocqueti* et *S. serratum*.

Des comparaisons effectuées sur des *hookeri* des étang saumâtres méditerranéens et sur des échantillons des côtes d'Europe Occidentale ont permis de mettre en évidence des caractères morphologiques et biologiques distinctifs héréditaires; par ailleurs, ces deux formes donnent facilement des hybrides, dont les caractères sont intermédiaires entre ceux des parents; ces hybrides sont féconds entre eux et avec leurs parents. Ces arguments nous conduisent donc à considérer ces deux formes comme deux sous-espèces géographiques de *S. hookeri* : *S. hookeri hookeri* et *S. hookeri mediterranea*.

L'hybridation expérimentale inter-spécifique a été tentée entre les cinq espèces considérées. Tous les essais entrepris avec des *serratum* et des *bocqueti* ont échoué. Par contre de nombreux hybrides inter-spécifiques sont nés de croisements entre les espèces *monodi, rugicauda* et *hookeri*. La première génération d'hybrides est uniforme et présente, dans l'ensemble, un phénotype intermédiaire entre ceux des espèces parentes. Quelques hybrides de deuxième génération et de croisements en retour ont été acquis pour des croisements effectués à partir d'hybrides *hookeri-rugicauda*. La descendance de type hybride *hookeri-rugicauda* d'une femelle *hookeri* récoltée ovigère dans la nature prouve la réalité d'une hybridation naturelle entre les espèces *hookeri* et *rugicauda*.

Le polychromatisme des espèces *monodi, bocqueti, rugicauda* et *hookeri* présente une certaine similitude. Chacun des phénotypes analysés est hérité de façon très semblable, et bien que l'homologie réelle des responsables d'un même

phénotype ne puisse être établie que dans des cas exceptionnels, elle paraît pour le moins vraisemblable.

Pour chacune des espèces étudiées, les mutations naturelles sont dominantes par rapport à un phénotype fondamental sub-uniforme, *discretum*, que l'on peut homologuer au type sauvage de la génétique classique.

Tous les gènes dont dépendent les colorations de *S. monodi*, *S. bocqueti*, *S. rugicauda* et *S. hookeri* sont autosomiques et, pour chaque espèce, ces gènes sont localisés sur une même paire de chromosomes. Exception faite de quelques cas, il n'existe pas de véritable relation de dominance (ou d'épistasie) entre les différents facteurs, les gènes en présence manifestant simultanément leurs potentialités dans la réalisation d'un phénotype hybride.

Quelques crossing-over mis en évidence entre les mêmes gènes dans certaines espèces, montrent que les gènes considérés sont très étroitement liés, mais distincts, et que les phénotypes semblables, d'une espèce à l'autre, sont l'expression de mutations parallèles. Cependant, les crossing-over étant si exceptionnels chez les Sphéromes que le choix entre l'hypothèse d'un polyallélisme et celle de l'existence de gènes distincts, mais étroitement liés, reste parfois très délicat.

La convergence des arguments tirés des études de morphologie comparée des des différentes espèces, des possibilités d'une hybridation inter-spécifique et de l'analyse du parallèlisme entre les polychromatismes spécifiques, par l'application de la loi des variations homologues de Vavilov, permet d'évaluer les distances systématiques inter-spécifiques. *S. serratum* se situe nettement à l'écart des autres espèces. A l'opposé de *serratum*, *rugicauda* et *hookeri* forment un couple d'espèces très voisines, *monodi* et *bocqueti* se situant entre les formes précédentes.

SUMMARY

By the accomplishment of their breeding, their compared morphology and biology, the possibility of a certain inter-specific hybridization and by the compared analysis of their polychromatism, the *Sphaeroma* (Isopoda Flabellifera) provide a material suitable to researches on evolutive genetics.

Independently of *S. serratum*, whose genetic study has been carried out as soon as 1951 (Bocquet, Lévi and Tessier), four other species, *S. monodi*, *S. bocqueti*, *S. rugicauda* and *S. hookeri*, chosen on account of their abundance and of their rich polychromatism, have been the purpose of our studies.

For each species only the specific morphological characters showing a differential taxonomic value have been determined from male individuals collected in nature or coming from descents got in Laboratory and kept in standard conditions. The ornementation of the first peraepod and especially the phanerotaxis of its propodite give decisive characters for the determination of the different species; however, other morphological particularities (shape and ornementation of the pleotelson and maxilliped, antennae setae, exopodite of the uropods) are also particulary important for the morphological comparison of the different species.

The studied forms show also biological differences and ecological preferences. Two species from brackish waters, *S. rugicauda* and *S. hookeri*, can be distinguished by a sexual development earlier than that of the purely marine species, *S. monodi, S. bocqueti* and *S. serratum*.

Comparisons carried out on *hookeri* from Mediterranean brackish pools and on samples from Western European coasts have allowed to make obvious morphological and biological distinctive hereditary characters; otherwise, these two forms give easily hybrids whose characters are intermediary between those of the parents; these hybrids are fertile among themselves and with their parents. So, these arguments lead us to consider these two forms as geographical subspecies of *S. hookeri* : *S. hookeri hookeri* and *S. hookeri mediterranea*.

Inter-specific experimental hybridization has been tried on the five considered species. All the trials undertaken with *serratum* and *bocqueti* have failed. On the other hand, many inter-specific hybrids have been obtained from crossings between the species *monodi, rugicauda* and *hookeri*. The first generation of hybrids is uniform and, in the main, it shows a phenotype intermediary between those of the parents. Some hybrids of second generation and from back-crossings have been obtained for matings from hybrids *hookeri-rugicauda*. The descent of hybrid type *hookeri-rugicauda* from a female *hookeri* collected in nature when ovigerous shows the reality of a natural hybridization between the species *hookeri* and *rugicauda*.

The polychromatism of the species *monodi, bocqueti, rugicauda* and *hookeri* shows a certain similitude. Each analysed phenotype is inherited in a very similar way, and, though the real homology of the genes responsible of a similar phenotype can be established in only unusual cases, it seems at least likely.

For each studied species, the natural mutations are dominant in comparison with a fundamental sub-uniform type, *discretum*, which can be considered as homologous to the wild type according to classical genetics.

The colours of *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* and *S. hookeri* depend on autosomal genes localized, for each species, on the same pair of chromosomes. Except for a few cases, a real connection of dominance (or of epistasis) between the different factors does not exist, the present genes proving their potentiality simultaneously in the realization of a composite phenotype.

A few crossing-over made obvious between the same genes in some species show that the considered genes are very closely bound, but distincts, and that, from a species to the other, the similar phenotypes are the expression of parallel mutations. However, the crossing-over are so unusual among the *Sphaeroma* that the choice between the supposition of a polyallelism and that of the existence of distinct but closely bound genes sometimes remains very delicate.

The systematic distances between the species can have been estimated by the convergence of arguments obtained from studies about the compared morphology of the different species, the possibilities of an inter-specific hybridization and the analysis of parallelism between the specific polychromatisms, according to the application of Vavilov's law about homologous variations. *S. serratum* is clearly situated apart from the other species. Unlike *serratum, rugicauda* and *hookeri* are two very related species, whereas *monodi* and *bocqueti* are situated between the preceding forms.

ZUSAMMENFASSUNG

Wegen ihres Vermögens sich in Kultur fortzupflanzen, ihrer vergleichbaren Morphologie und Biologie, ihrer Fähigkeit zur in einem gewissen Grad möglichen Kreuzung zwischen den einzelnen Arten und schliesslich ihres der vergleichenden Analyse zugänglichen Polychromatismus, bieten die Vertreter der Gattung *Sphaeroma* (Isopoda Flabellifera) ein vorzügliches Material für entwicklungsgenetische Studien.

Ausser *S. serratum*, deren genetische Untersuchung bereits 1951 durchgeführt (Bocquet, Lévi & Teissier), wurden vier weitere Arten : *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* und *S. hookeri* wegen ihres häufigen Vorkommens und ihres Farbenreichtumes zu unserem Studium herangezogen.

Für die einzelnen Arten wurden ausschliesslich diejenige morphologischen Merkmale als artspezifisch festgelegt, die einen taxionomisch-differenzierenden Wert besassen, und zwar nach männlichen Exemplaren, die entweder in freier Natur gefangen wurden, oder einer unter Standard-Bedingungen gehaltener Laborkultur entstammten. Die Skulptur des ersten Pereiopods und namentlich die Phanerotaxis seines Propodus stellen für die Bestimmung der einzelnen Arten entscheidende Merkmale dar; aber auch andere morphologische Einzelheiten, wie die Gestalt und die Skulptur des Pleotelsons und des Kieferfusses, die Fühlerborsten, das Exopodit der Uropoden erweisen sich äusserst wichtig für den morphologischen Vergleich des verschiedenen Arten.

Auch biologische Verschiedenheiten und oekologische Ansprüche treten bei den untersuchten Formen auf. Zwei Brackwasserarten : *S. rugicauda* und *S. hookeri* zeichnen sich durch eine frühzeitigere Geschlechtsreife als bei den ausschliesslich marinen Arten *S. monodi, S. bocqueti* und *S. serratum* aus.

Vergleichende Untersuchungen an *S. hookeri* aus den brackischen Seen des Mittelmeergebietes und von den westeuropäischen Küsten ermöglichten es, vererbliche morphologische und biologische Unterscheidungsmerkmale zu fassen; andererseits kommt es bei diesen beiden Formen leicht zu Bastarden, deren Merkmale zwischen denjenigen der Eltern liegen; diese Hybriden sind unter sich und mit den Eltertypen fruchtbar. Daraus ziehen wir den Schluss, dass es sich hier um zwei geographische Unterarten von *S. hookeri* handelt : *S. hookeri hookeri* und *S. hookeri mediterranea.*

Zwischen den fünf in Erwägung stehenden Arten wurden gegenseitige experimentelle Bastardierungsversuche angestellt. Alle Versuche mit *S. bocqueti* und *S. serratum* sind dabei missglückt. Zu zahlreichen interspezifischen Bastarden kam es hingegen aus Kreuzungen zwischen den Arten *monodi, rugicauda* und *hookeri.* In der ersten Generation sind sich sämtliche Hybriden gleich und zwar stellt ihr Phänotypus im Ganzen eine Zwischenform des der Elternarten dar. Zu einigen Hybriden zweiter Generation sowie zu Rückkreuzungsbastarden kam es bei Kreuzungen von *hookeri-rugicauda*-Bastarden. Der aus einem in der Natur gefundenen eiertragenden *hookeri*-Weibchen hervorgegangene Hybridentypus *hookeri-rugicauda* bezeugt das tatsächliche Auftreten einer natürlichen Bastardierung zwischen den Arten *hookeri* und *rugicauda.*

Es besteht eine gewisse Aehnlichkeit im Polychromatismus bei den Arten *monodi, bocqueti, rugicauda* und *hookeri*. Sämtliche untersuchten Phänotypen vererben sich in ähnlicher Weise. Obschon man die tatsächliche Homologie der für einen bestimmten Phänotypus verantwortlichen Genen nur in Ausnahmefällen nachweisen kann, darf sie doch zumindest als wahrscheinlich angenommen werden.

Bei sämtlichen untersuchten Arten erweisen sich die in der Natur auftretenden Mutationen als dominant gegenüber dem fast einheitlichen Grundphänotypus *discretum*, des wohl dem Wild-Typus des klassischen Vererbungslehre entspricht.

Sämtliche für die Farbmerkmale von *S. monodi, S. bocqueti, S. rugicauda* und *S. hookeri* verantwortlichen Genen sind autosom und liegen bei jeder Art in ein- und demselben Chromosomenpaar. Mit Ausnahme einiger Fälle besteht keine wirkliche Dominanz oder Epistasis zwischen den einzelnen Erbfaktoren. Die an der Ausprägung eines Bastardenphänotypus beteiligten Genen bringen ihre Potenz gemeinsam zum Ausdruck.

Zwischen denselben Genen auftretende Faktorenaustausche, die bei einigen Arten nachgewiesen wurden, zeigen, dass diese Genen sehr eng miteinander verbunden, jedoch unterschieden sind, und dass die bei verschiedenen Arten ähnlichen Phänotypen parallele Mutationen darstellen. Faktorenaustausche sind jedoch bei *Sphaeroma* so selten, dass es manchmal sehr schwierig bleibt zu unterscheiden, ob es sich um eine Polyallelie oder um getrennte aber eng verbundene Erbträger handelt.

Die aus den vergleichenden morphologischen Untersuchungen der einzelnen Arten, den interspezifischen Bastardierungsmöglichkeiten und dem Studium des Parallelismus zwischen den artgebundenen Polychromatismen ermittelten und übereinstimmenden Daten ermöglichen es, unter Anwendung des Vavilovschen Gesetzes der homologen Variationen, die systematischen Abstände abzuschätzen, die die verschiedenen Arten trennen. *S. serratum* steht zu den übrigen Arten deutlich abseits. Demhingegen bilden *rugicauda* und *hookeri* ein eng verwandtes Artenpaar, während sich *monodi* und *bocqueti* zwischen den vorhergehenden Formen einreihen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1951. Amar (R.). — Isopodes marins de Banyuls. *Vie et Milieu*, **2**, pp. 529-530.

1934. Arcangeli (A.). — Brevi notizie sopra Isopodi marini del Mediterraneo. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino*, **44**, série III, pp. 147-152.

1868. Bate (C. S.) et Westwood (J. O.). — A history of British Sessile-eyed Crustacea. II, Isopoda. London, pp. 99-495.

1947. Bocquet (C.). — Etude d'une mutation chez *Jaera marina* Fabr. (Isopode Asellote). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **225**, pp. 897-899.

1951. Bocquet (C.). — Recherches sur *Tisbe* (= *Idyaea*) *reticulata* n. sp. *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**, pp. 335-416.

1953. Bocquet (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, pp. 187-450.

1954. Bocquet (C.). — Titres et Travaux Scientifiques.

1957. Bocquet (C.). — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez les crustacés. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 1966-1968.

1960. Bocquet (C.). — Sur un phénotype nouveau *marmoratum* de l'espèce *Sphaeroma serratum* (F.) des côtes occidentales d'Afrique. *Crustaceana*, **1**, pp. 34-38.

1960. Bocquet (C.). — Définition et analyse génétique du phénotype « *ornatum* noir » de l'Isopode *Sphaeroma serratum* (F.). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **1**, série **10**, pp. 204-209.

1960. Bocquet (C.). — Sur un phénotype « semi-pigmenté » réalisé chez de rares *Sphaeroma serratum* (Fabricius). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **1**, série **10**, pp. 210-212.

1961. Bocquet (C.). — Liaison des gènes *lineatum* et *lunulatum* chez l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **100**, Notes et Revue, 1, pp. 1-6.

1963. Bocquet (C.). — Les phénotypes *ornatum* de l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma serratum* (F.) ; description du phénotype « *ornatum* réduit ». *C. R. Acad. Sc.*, **257**, pp. 1556-1558.

1963. Bocquet (C.). — Génétique du phénotype « *ornatum* réduit » chez l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma serratum* (F.). *C. R. Acad. Sc.*, **257**, pp. 3052-3053.

1964. Bocquet (C.). — Titres et Travaux Scientifiques.

1959. Bocquet (C.) et Hoestlandt (H.). — Sur quelques phénotypes de structure nouveaux de *Sphaeroma serratum* (F.) provenant des côtes méridionales de l'Atlantique Nord. *Arch. Zool. exp. gén.*, **98**, Notes et Revue, 1, pp. 1-11.

1958. Bocquet (C.) et Lejuez (R.). — Sur un gène nouveau *luteum* de l'Isopode *Sphaeroma serratum* (F.). *C. R. Acad. Sc.*, **247**, pp. 720-723.

1958. Bocquet (C.) et Lejuez (R.). — Relations entre les gènes *luteum*, *signatum* et *rubrum*, chez l'Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabricius). *C. R. Acad. Sc.*, **247**, pp. 1243-1246.

1963. Bocquet (C.) et Lejuez (R.). — Premières données génétiques sur le polychromatisme de l'Isopode Flabellifère *Cymodoce truncata* Leach. *Bull. Biol. France-Belgique*, **97**, pp. 355-359.

1960. Bocquet (C.) et Teissier (G.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. — Stabilité du Polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, **1**, pp. 103-111.

1957. Bocquet (C.) et Tinturier-Hamelin (E.). — Recherches préliminaires sur le gène *flavus-fuscus* d'*Idotea tricuspidata* Desm. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 1286-1288.

1954. Bocquet (C.), Hoestlandt (H.) et Lévi (C.). — Sur un Sphérome «nouveau» des côtes occidentales d'Europe : *Sphaeroma monodi*, n. sp. (Isopode Flabellifère). *C. R. Acad. Sc.*, **239**, pp. 1864-1866.

1960. Bocquet (C.), Lejuez (R.) et Teissier (G.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). III. — Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.*, **1**, pp. 279-294.

1964. Bocquet (C.), Lejuez (R.) et Teissier (G.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). V. — Etude des populations entre Barfleur et l'embouchure de la Seine. *Cah. Biol. Mar.*, **V**, pp. 1-16.

1965. Bocquet (C.), Lejuez (R.) et Teissier (G.). — Génétique des populations de

Sphaeroma serratum (F.) VI. — Mise en évidence de la panmixie chez *Sphaeroma serratum*. *Cah. Biol. Mar.*, **VI**, pp. 195-200.

1950. Bocquet (C.), Lévi (C.) et Teissier (G.). — Déterminisme génétique des types de coloration chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *C. R. Acad. Sc.*, **230**, pp. 871-873.

1950. Bocquet (C.), Lévi (C.) et Teissier (G.). — Distribution des types de coloration dans quelques populations de *Sphaeroma serratum* des côtes de Bretagne. *C. R. Acad. Sc.*, **230**, pp. 1004-1006.

1951. Bocquet (C.), Lévi (C.) et Teissier (G.). — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**, pp. 245-297.

1950. Carausu (A.). — Contributiune la studiul Spheromienilor din Marea Neagra. I. — *Sphaeroma pulchellum* (Colosi). II. — Studiu comparativ intre *Sphaeroma pulchellum* (Colosi) si *Sphaeroma serratum* (Fabricius). *Bull. Stiin. Acad. Rep. Pop. Romane*, **II**, Nr. 6, pp. 297-321.

1964. Cléret (J. J.). — Première analyse d'une lignée de *Jaera albifrons* Leach, présentant des anomalies de pigmentation structurale. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, série **10**, **5**, pp. 142-154.

1965. Cléret (J.-J.). — Contribution à l'étude du polychromatisme de *Ligia oceanica* (L.). Description et analyse génétique des phénotypes *nigrum* et *rubescens*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **105**, Notes et Revue, 1, pp. 33-42.

1960. Consiglio (C.). — Polimorfismo di *Sphaeroma serratum* del Porto di Napoli (Crustacea, Isopoda). *Atti. Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano*, **99**, pp. 410-430.

1961. Consiglio (C.). — Note sul polimorfismo di *Sphaeroma hookeri* Leach. *Boll. Zool. U. Z. I.*, **28**, pp. 741-747.

1960. Daguerre de Hureaux (N.), Hoestlandt (H.) et Lejuez (R.). — Description d'un Sphérome « nouveau » des côtes Est de l'Océan Atlantique, *Sphaeroma bocqueti* n. sp. (Isopode Flabellifère). *Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, **40**, pp. 285-296.

1899. Dollfus (A.). — Sur l'habitat de *Sphaeroma serratum* Fabr. et de *Sphaeroma rugicauda* Leach. *Feuilles des Jeunes Naturalistes*, **XXIX**, pp. 123-124.

1964. Ford (E. B.). — Ecological Genetics. Methuen, London, 335 pp.

1952. Forsman (B.). — Über das Vorkommen der Gattung *Sphaeroma* in nordischen Gewässern. *Ark. Zool.*, **2**, Band. **4**, Nr. 7, pp. 153-158.

1927. Giltay (L.). — Sur la présence en Belgique de *Sphaeroma rugicauda* Leach et de *Sphaeroma serratum* Fabr. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **58**, pp. 56-58.

1961. Giraud (M.). — Note préliminaire sur l'écologie des Sphéromes des eaux saumâtres méditerranéennes. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **16**, pp. 859-861.

1962. Giraud-Laplane (M.). — Etude comparative des caractères morphologiques de *Sphaeroma hookeri* Leach du pourtour de la Méditerranée et son écologie dans le Delta du Rhône. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **32**, pp. 152-169.

1956. Hamelin (E.). — Les Rotifères du Canal de Caen à la mer. Le problème de leur origine. *Arch. Zool. exp. gén.*, **93**, Notes et Revue 3, pp. 142-168.

1957. Hamelin (E.). — Etude génétique de la mutation *bilineata d'Idotea tricuspidata* Desmarest (Isopode Valvifère). *C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 133-136.

1905. Hansen (H. J.). — On the propagation, structure and classification of the family *Sphaeromidae*. *Quart. Journ. Micr. Science*, **49**, pp. 69-135.

1952. Hoestlandt (H.). — Sur le polychromatisme des populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. *C. R. Acad. Sc.*, **235**, pp. 1052-1054.

1954. Hoestlandt (H.). — Recherches complémentaires sur le polychromatisme de populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. *C. R. Acad. Sc.*, **238**, pp. 2360-2362.

1955. Hoestlandt (H.). — Limite nordique de l'extension d'un Crustacé marin de la faune Lusitanienne, *Sphaeroma serratum*. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, pp. 683-685.

1955. Hoestlandt (H.). — Etude de populations de *Sphaeroma serratum* le long du littoral de la Grande-Bretagne. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, pp. 916-919.

1956. Hoestlandt (H.). — Examen de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de la péninsule Ibérique. *C. R. Acad. Sc.*, **243**, pp. 1561-1563.

1956. Hoestlandt (H.). — Etude de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de l'archipel des Açores. *C. R. Acad. Sc.*, **243**, 1680-1683.

1957. Hoestlandt (H.). — Aspects phénotypiques de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de Madère, des Canaries et du Maroc atlantique. *C. R. Acad. Sc.*, **245**, pp. 2410-2413.

1958. Hoestlandt (H.). — Comparaison des fréquences raciales d'un Crustacé littoral, *Sphaeroma serratum*, aux Canaries et sur d'autres côtes atlantique insulaire ou continentales. *Anuar. Estud. Atlantic.*, **4**, pp. 17-36.

1959. Hoestlandt (H.). — Présence d'un Isopode marin africain, *Sphaeroma venustissimum* (Monod), sur la côte du Sud-Ouest de la péninsule Ibérique. *P. Inst. Biol. Apl.*, **XXIX**, pp. 115-120.

1959. Hoestlandt (H.). — Répartition des races polychromatiques d'un Isopode marin, *Sphaeroma serratum*, sur les côtes des îles atlantiques. *XV th. Int. Congr. Zool., London*, pp. 964-965.

1962. Hoestlandt (H.). — Examen de populations de l'Isopode marin *Sphaeroma serratum* aux limites méridionales de son extension. *C. R. Acad. Sc.*, **254**, pp. 3584-3586.

1964. Hoestlandt (H.). — Examen comparé de races polychromatiques de Sphéromes (Crustacés Isopodes) des Côtes atlantique européenne et pacifique américaine. *Verh. Inter. Verein. Limnol.*, **XV**, pp. 871-878.

1952. Hoestlandt (H.) et Teissier (G.). — Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* du littoral boulonnais. *C. R. Acad. Sc.*, **234**, pp. 667-669.

1956. Jensen (J. P.). — Biological observations on the Isopod *Sphaeroma hookeri* Leach. *Vidensk. Medd. danks. naturh. Foren. Kbh.*, **117**, pp. 1305-1339.

1964. Kerambrun (P.). — Génétique et écologie du polychromatisme de l'Isopode *Sphaeroma hookeri* Leach en Méditerranée. *C. R. Acad. Sc.*, **258**, pp. 3579-3580.

1964. Kerambrun (P.). — Contribution à l'étude génétique et écologique du polychromatisme de l'Isopode *Sphaeroma hookeri* dans les eaux saumâtres méditerranéennes. Thèse 3e cycle, Université Aix-Marseille.

1954. Kinne (O.). — Eidonomie, Anatomie und Lebenzyklus von *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopoda). *Kieler Meeresforschungen*, **X**, Heft I, pp. 100-120.

1958. Laplane (M.) et Raynaud (L.). — Note préliminaire sur *Sphaeroma hookeri* Leach du delta du Rhône. *83e Congrès Soc. Sav. Aix-Marseille*, pp. 575-577.

1814. Leach (W. E.). — Crustaceology. *Brewster's Edinburgh Encyclopedia*, **III**, pp. 383-437.

1957. Legrand (J. J.). — Mutation *alba* et *pseudo-alba* chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 249-251.

1957. Legrand (J. J.). — Comportement héréditaire du rufisme chez les Oniscoïdes

Porcellio dilatatus et *Haplophthalmus danicus* B. L. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, pp. 394-396.

1957. Legrand (J. J.). — Deux nouveaux gènes modifiant la pigmentation chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt et leur hybridation. *C. R. Acad. Sc.*, **245**, pp. 1669-1672.

1958. Lejuez (R.). — Sur le polychromatisme des *Sphaeroma serratum* (Fabricius) le long du littoral occidental du Cotentin. *C. R. Acad. Sc.*, **247**, pp. 659-661.

1959. Lejuez (R.). — Distribution des types de coloration de « *Sphaeroma serratum* » sur la côte occidentale du Cotentin. *Bull. Soc. Linn. Normandie.*, série **9**, vol. **10**, pp. 39-57.

1959. Lejuez (R.). — Premières recherches sur l'hybridation inter-spécifique à l'intérieur du genre *Sphaeroma*. *C. R. Acad. Sc.*, **249**, pp. 1389-1391.

1959. Lejuez (R.). — Etude du mutant *bimaculatum* de *Sphaeroma monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi (Isopode Flabellifère). *C. R. Acad. Sc.*, **249**, pp. 1824-1826.

1960. Lejuez (R.). — Observation à Regnéville (côte occidentale du Cotentin) d'une laisse de mer formée de mues de Sphéromes. *Bull. Soc. Linn. Normandie.*, série **10**, vol. **1**, pp. 192-194.

1960. Lejuez (R.). — Hybridation expérimentale et naturelle entre *Sphaeroma hookeri* Leach et *Sphaeroma rugicauda* Leach. *C. R. Acad. Sc.*, **250**, pp. 597-599.

1960. Lejuez (R.). — Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.) le long du littoral septentrional du Cotentin. *C. R. Acad. Sc.*, **251**, pp. 1244-1246.

1961. Lejuez (R.). — Premières recherches sur la génétique du polychromatisme de l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma rugicauda* Leach. *C. R. Acad. Sc.*, **252**, pp. 1068-1069.

1961. Lejuez (R.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). IV. — Etude des populations de la côte septentrionale du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.*, **II**, pp. 327-342.

1962. Lejuez (R.). — Etude de *Sphaeroma monodi* Bocquet, Hoestlandt, Lévi (Isopode Flabellifère). Description et discussion systématique. *Bull. Soc. Linn. Normandie.*, série **10**, vol. **3**, pp. 146-157.

1962. Lejuez (R.). — Sur trois phénotypes de structures de *Sphaeroma hookeri* Leach provenant de la région de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, **101**, Notes et Revue, 1, pp. 43-53.

1962. Lejuez (R.). — Définition de deux sous-espèces chez l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma hookeri* Leach. *C. R. Acad. Sc.*, **255**, pp. 3034-3036.

1964. Lejuez (R.). — Données complémentaires sur la génétique du polychromatisme de l'Isopode *Sphaeroma hookeri* Leach. *C. R. Acad. Sc.*, **258**, pp. 5274-5276.

1958. Lemercier (A.). — Sur l'existence d'un complexe *Jaera nordmanni* (Rathke) (Isopode Asellote). *C. R. Acad. Sc.*, **246**, pp. 3687-3690.

1959. Lemercier (A.). — Essais de mise en évidence du rôle des antennules et des antennes dans les rencontres sexuelles chez *Sphaeroma serratum* (Fabr.) et *Idotea balthica* (Pallas). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, série **9**, vol. **10**, pp. 66-69.

1929. Maury (A.). — Tanaïdacés et Isopodes des côtes normandes (excl. Epicarides). Crustacés marins, d'eaux saumâtres et d'eaux douces. *Bull. Soc. Linn. Normandie.*, série **8**, vol. **1**, pp. 152-161.

1942. Mayr (E.). — Systematics and the origin of species. Columbia University Press.

1963. Mayr (E.). — Animal Species and Evolution. Harvard University Press.

1959. Messner (B.) et Wohlrab (F.). — Ein Beitrag zum Vorkommen von *Sphaeroma hookeri* Leach und *Sphaeroma rugicauda* Leach (Crustacea Isopoda) im Gebiet des Greifswalder Boddens. *Sonderdruck. Zool. Anzeiger.*, **162**, Heft 5-6, pp. 172-176.

1932. Monod (Th.). — Tanaïdacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 3e partie, *Sphaeromatidae*, **29**, pp. 1-91.

1943. Okay (S.). — Changement de coloration chez *Sphaeroma serratum* Fabr. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istambul*, **IX**, fasc. 3, pp. 204-226.

1944. Okay (S.). — Sur l'excitabilité directe des chromatophores, les changements périodiques de coloration et le centre chromatophorique chez *Sphaeroma serratum* Fabr. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istambul*, **IX**, fasc. 5, pp. 1-21.

1945. Okay (S.). — L'hormone de contraction des cellules pigmentaires chez les Isopodes. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istambul*, **X**, fasc. 2, pp. 116-132.

1927. Omer-Cooper (J.). — Cambridge Expedition to the Suez Canal, 1924. Report an the Crustacea : Tanaïdacea and Isopoda. *Trans. Zool. Soc. London*, **2**, pp. 201-209.

1934. Omer-Cooper (J.) et Rawson (J. H.). — Notes on the British *Sphaeromatidae* (Crustacea Isopoda). *Rep. Dove Mar. Lab.*, **3**, pp. 22-59.

1961. Patané (L.). — Ricerche sulla fauna e sullo Zoogeografia della Sicilia III. Su uno Sferomide dulcacquicolo (*Sphaeroma hookeri* Leach) di Sicilia (Crustacea Isopoda). *Boll. Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania*, **73**, pp. 131-136.

1953. Petit (G.). — Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie et Milieu*, **IV**, pp. 569-604.

1959. Petit (G.) et Schachter (D.). — Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Arch. Ocean. Limn. Venezia*, **11**, pp. 75-91.

1957. Pigeault (N.). — Etude de l'hermaphrodisme dans le genre *Sphaeroma* Bosc. *Trav. Inst. Scient. Chérifien Sc. Zool.*, **13**, pp. 4-60.

1960. Pigeault-Daguerre de Hureaux (N.). — Cycle annuel dans une population marocaine de *Sphaeroma serratum* (Fabricius) (Crustacés Isopodes). *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, **40**, pp. 17-26.

1951. Potier (L.). — Croissance relative et profil de croissance des péréiopodes du Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* Fabr. *C. R. Acad. Sc.*, **232**, pp. 2041-2043.

1899. Sars (G. O.). — An Account of Crustacea of Norway. Isopoda, **II**, pp. 145-232. *Bergen.*

1964. Schachter (D.), Razakandisa (N. R.) et Kerambrun (P.). — Sur l'écologie de *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopode Flabellifère) de la rivière Durançole (Bouches-du-Rhône). *C. R. Acad. Sc.*, **259**, pp. 1666-1668.

1900. Stebbing (T. R. R.). — On some Crustaceans from the Falkland Islands collected by M. Rupert Vallentin. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 517-568.

1910. Stebbing (T. R. R.). — Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red sea. XIV. On the Crustacea : Isopoda and Tanaïdacea. *Journ. Lin. Soc. Zool. London*, **XXXI**, n° 207, pp. 215-230.

1948. Stephensen (K.). — Storkrebs IV, 3. *Danmarks Fauna* 53, *Köbenhaun.*

1960. Teissier (G.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). II. — Calcul des fréquences géniques. *Cah. Biol. Mar.*, **I**, pp. 221-230.

1962. Tétart (J.). — Description du polychromatisme de *Campecopea hirsuta* (Montagu). (Isopode Flabellifère). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, série **10**, vol. **3**, pp. 165-172.

1958. Tinturier-Hamelin (E.). — Premières recherches sur le polytypisme d'*Idotea baltica* (Pallas) (Isopode Valvifère). *C. R. Acad. Sc.*, **247**, pp. 2437-2440.

1960. Tinturier-Hamelin (E.). — Nouvelles recherches sur le polytypisme d'*Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère) : définition d'*I. b. stagnea* nov. sp. *C. R. Acad. Sc.*, **250**, pp. 2606-2608.

1962. Tinturier-Hamelin (E.). — Sur le polychromatisme de l'Isopode Flabellifère *Dynamene bidentata* (Adams). Premiers résultats d'une étude génétique. *C. R. Acad. Sc.*, **254**, pp. 3906-3908.

1963. Tinturier-Hamelin (E.). — Définition et analyse génétique du phénotype *pseudolineata* de l'Isopode Valvifère *Idotea balthica*. *Crustaceana*, **5**, pp. 133-137.

1963. Tinturier-Hamelin (E.). — Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère). *Cah. Biol. Mar.*, **IV**, n° 5, suppl., pp. 473-591.

1930. Torelli (B.). — Sferomidi del Golfo di Napoli. Revisione degli Sferomoidi mediterranei. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **X**, pp. 297-343.

1938. Vandel (A.). — Contribution à la génétique des Isopodes du genre *Trichoniscus*. I. Les mutations *alba* et *pallida* de *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *elisabethae* Herold et l'origine des formes cavernicoles. *Bull. Biol. France-Belgique*, **72**, pp. 121-146.

1939. Vandel (A.). — Contribution à la génétique des Isopodes terrestres. II. Les variations de pigmentation et leur hérédité chez *Philoscia affinis* Verhoeff. *Bull. Biol. France-Belgique*, **73**, pp. 367-379.

1939. Vandel (A.). — La génétique de l'albinisme chez les Oniscoïdes (Isopodes terrestres). *C. R. Soc. Biol.*, **131**, pp. 187-189.

1940. Vandel (A.). — Les mutations chez les Isopodes terrestres. *C. R. Acad. Sc.*, **210**, pp. 231-233.

1960. Vandel (A.). — Faune de France. 64 — Isopodes Terrestres. Edit. Lechevalier, Paris.

1922. Vavilov (N. I.). — The law of homologous series in variation. *J. Genet.*, **12**, pp. 47-87.

1942. Verhoeff (K. W.). — Sphaeromiden Studien und *Buchnerillo* n.g. *Z. Morph. Okol. der Tiere*, **39**, pp. 153-175.

1943. Verhoeff (K. W.). — Zur Morphologie, Oekologie und Systematik von *Sphaeroma*, *Eurosphaeroma* und *Jaera*. *Z. Morph. Okol. der Tiere*, **40**, pp. 276-290.

1965. West (D. A.). — Polymorphism in the Isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Evolution*, **18**, pp. 671-684.

PLANCHES

PLANCHE I. — Polychromatisme de *Sphaeroma monodi.*
1 : Phénotype *discretum ;*
2 : Phénotype *album ;*
3 : Phénotype *bimaculatum ;*
4 : Variante du phénotype *bimaculatum.*

PLANCHE II. — Polychromatisme de *Sphaeroma monodi.*
1 : Phénotype *lineatum ;*
2 : Phénotype hybride *bimaculatum-lineatum ;*
3 : Phénotype *flavolineatum ;*
4 : Phénotype *pseudolineatum.*

PLANCHE III. — Polychromatisme de *Sphaeroma monodi.*
1 : Phénotype *bilineatum ;*
2 : Phénotype *inversum ;*
3 : Phénotype hybride *bimaculatum pseudolineatum ;*
4 : Phénotype *signatum.*

PLANCHE IV. — Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti.*
1 : Phénotype *discretum ;*
2 : Phénotype *bimaculatum ;*
3 : Phénotype *bimaculatum* jaune ;
4 : Variante du phénotype *bimaculatum* jaune.

PLANCHE V. — Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti.*
1 : Phénotype *microlineatum ;*
2 : Phénotype *ornatum ;*
3 et 4 : Variantes du phénotype *ornatum.*

PLANCHE VI. — Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti.*
1 : Phénotype *flavolineatum ;*
2 : Phénotype *medio-purpureum ;*
3 : Phénotype *unimaculatum ;*
4 : Phénotype hybride *microlineatum-ornatum.*

PLANCHE VII. — Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda.*
1 : Phénotype *discretum ;*
2 : Phénotype *pectorosum ;*
3 : Variante du phénotype *pectorosum ;*
4 : Phénotype *trilineatum.*

PLANCHE VIII. — Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda.*
1 : Phénotype *microlineatum ;*
2 : Phénotype *rubrolineatum ;*
3 : Phénotype *pseudolineatum ;*
4 : Phénotype *signatum.*

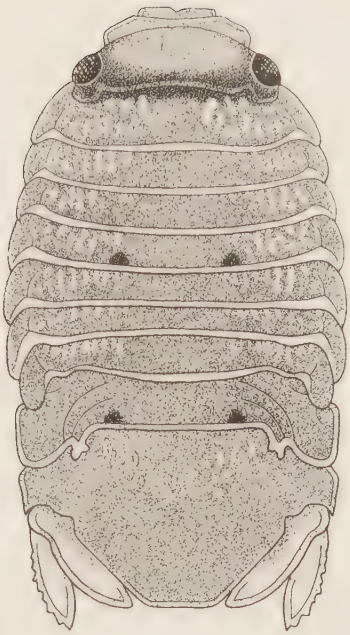
PLANCHE IX. — Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda.*
1 : Phénotype *maculatum ;*
2 et 3 : Variantes du phénotype *maculatum ;*
4 : Phénotype hybride *signatum-maculatum.*

PLANCHE X. — Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri.*
1 : Phénotype *discretum ;*
2 : Phénotype *trilineatum ;*
3 : Phénotype *microlineatum ;*
4 : Phénotype *pseudolineatum.*

PLANCHE XI. — Polychromatisme du *Sphaeroma hookeri.*
1 : Phénotype *flavolineatum ;*
2 : Variante du phénotype *flavolineatum ;*
3 : Phénotype *bilineatum ;*
4 : Phénotype *inversum.*

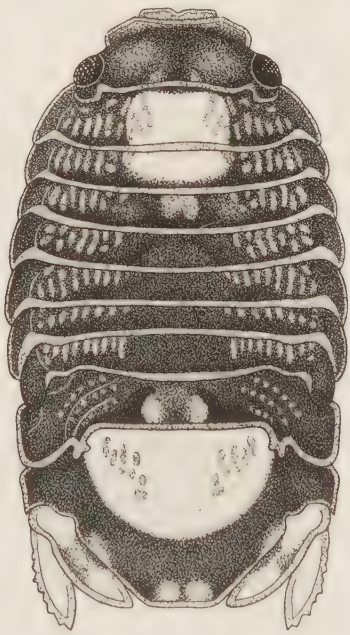
PLANCHE XII. — Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri.*
1 : Phénotype *pseudoinversum ;*
2 : Phénotype *zonatum ;*
3 : Phénotype hybride *microlineatum-inversum ;*
4 : Phénotype hybride *pseudolineatum-pseudoinversum.*

1



2

3

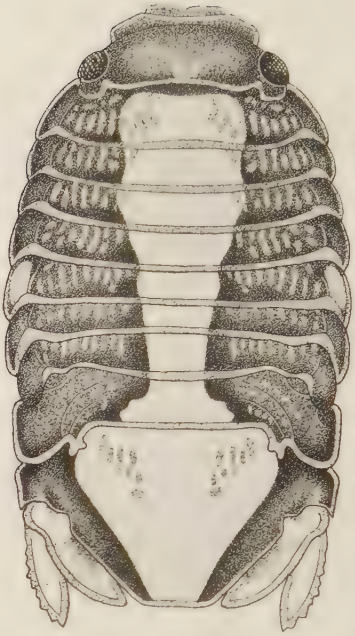


4

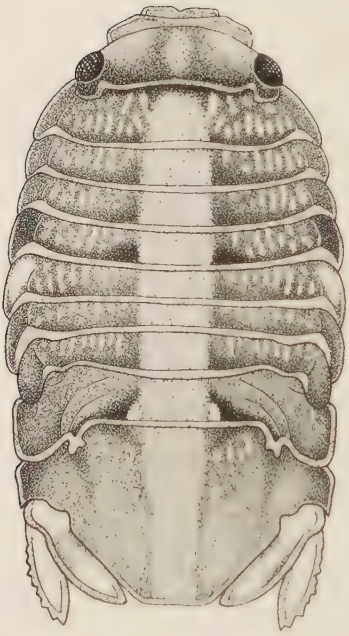
R. Lejuez del.

Planche I
Polychromatisme de *Sphaeroma monodi*.

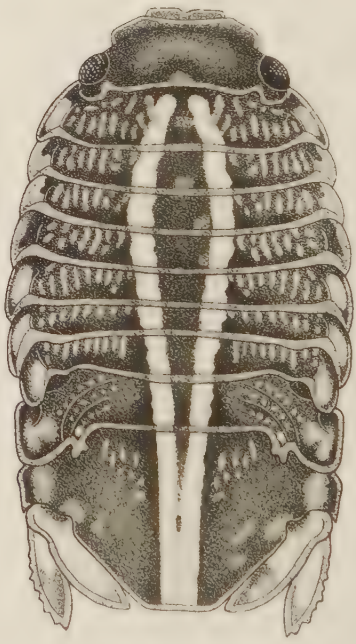
1



2



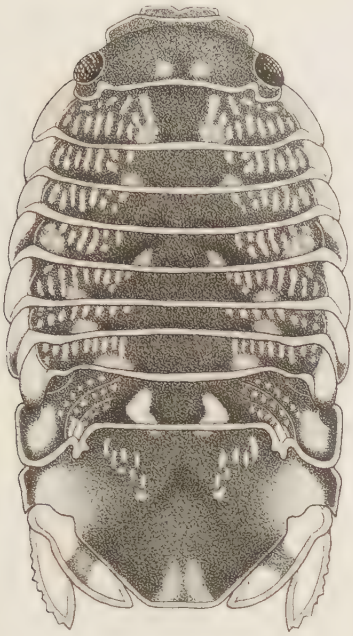
3



4

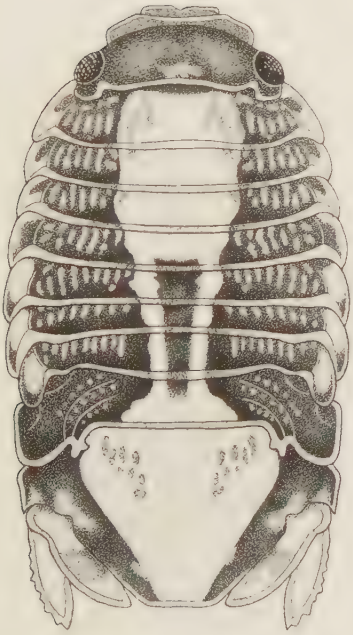
R. Lejuez del.

Planche II
Polychromatisme de *Sphaeroma monodi*.



1

2



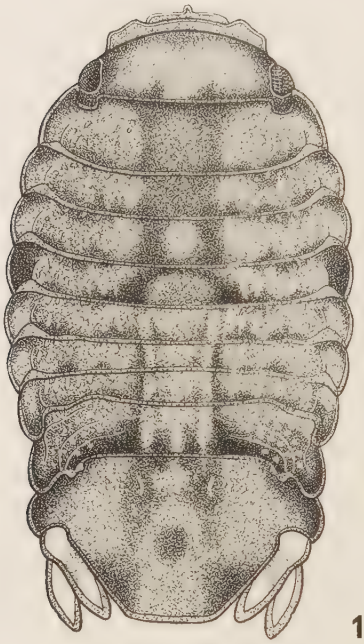
3

4

R. Lejuez del.

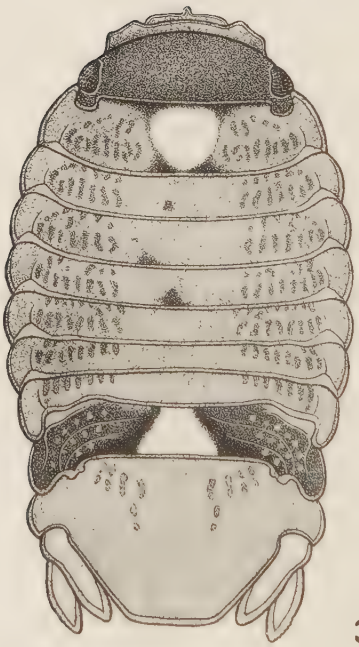
Planche III

Polychromatisme de *Sphaeroma monodi.*



1

2



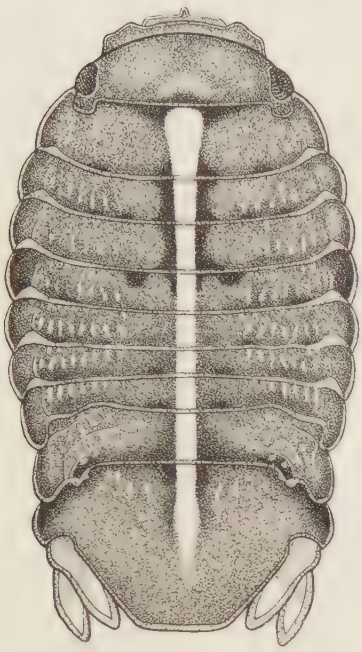
3

4

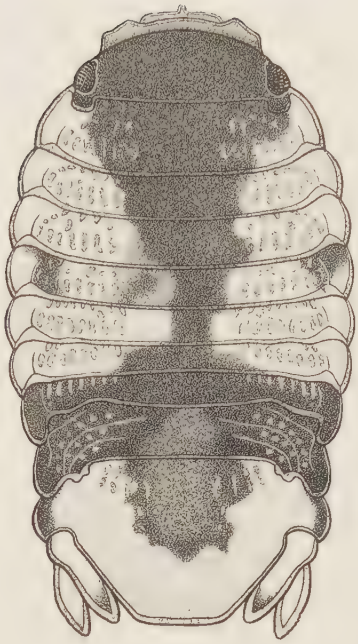
R. Lejuez del.

Planche IV

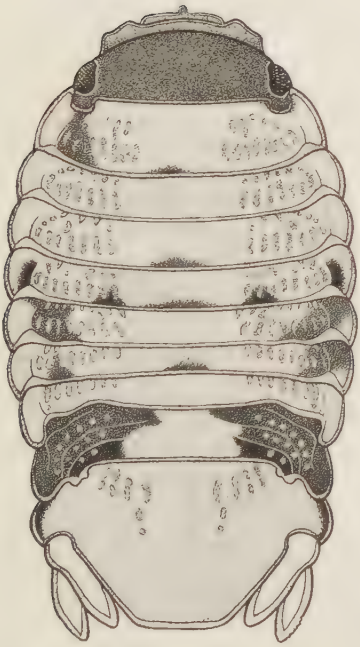
Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti*.



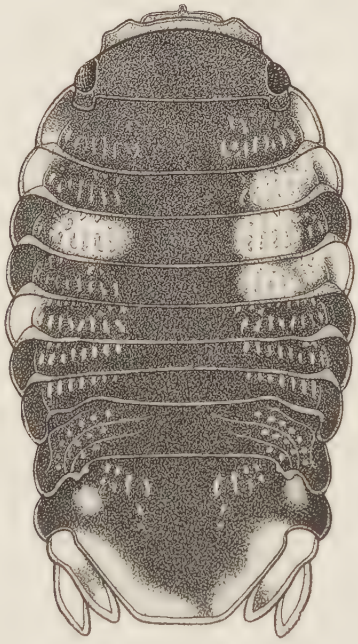
1



2



3

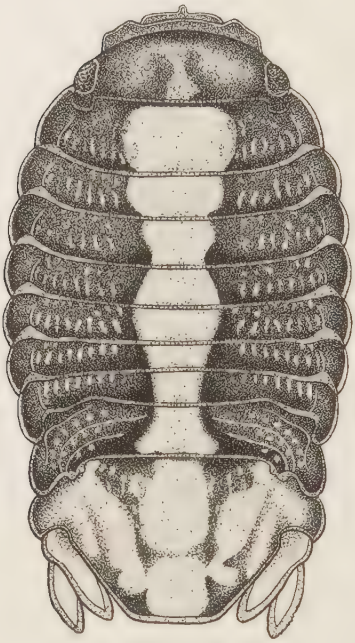


4

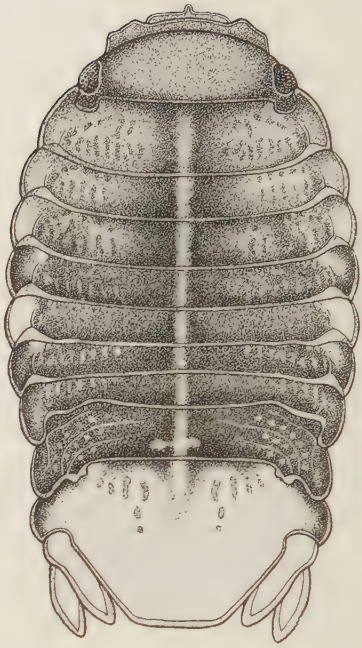
R. Lejuez del.

Planche V

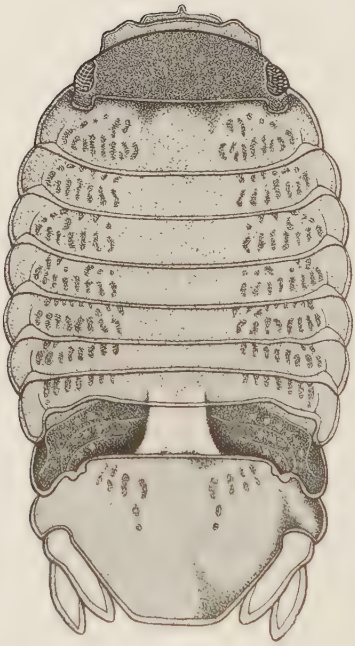
Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti*.



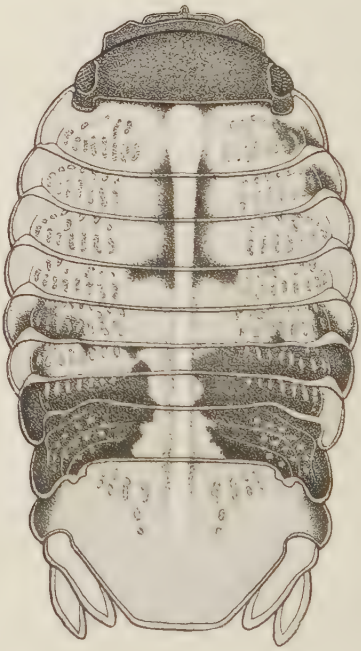
1



2



3



4

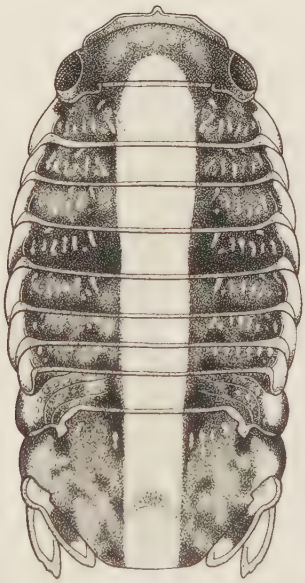
R. Lejuez del.

Planche VI
Polychromatisme de *Sphaeroma bocqueti.*

1

2

3



4

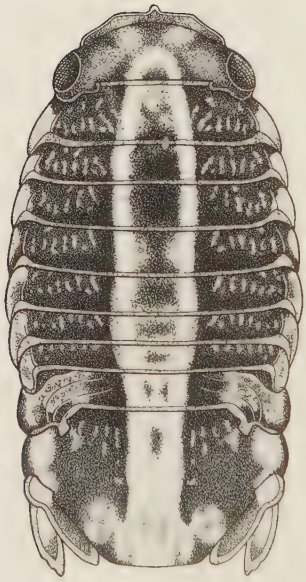
R. Lejuez del.

Planche VII

Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda.*

1

2



3

4

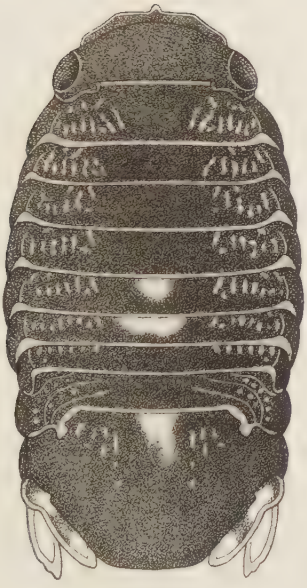
R. Lejuez del.

Planche VIII

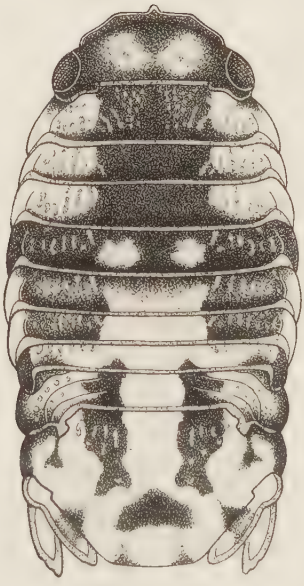
Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda*.

1

2



3

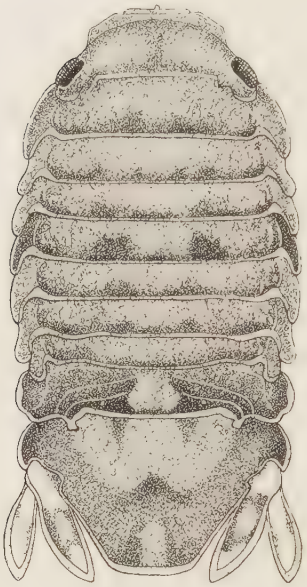


4

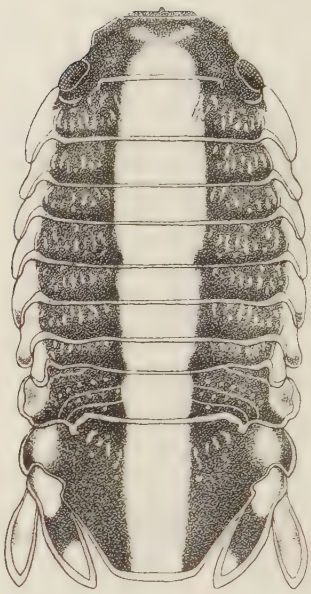
R. Lejuez del.

Planche IX

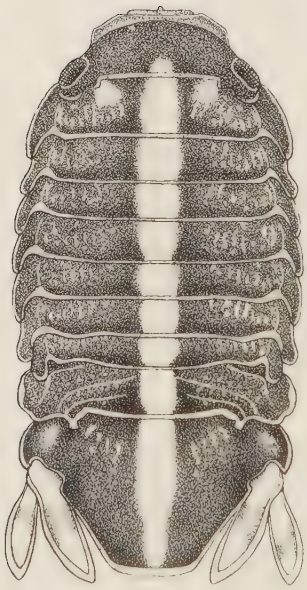
Polychromatisme de *Sphaeroma rugicauda*.



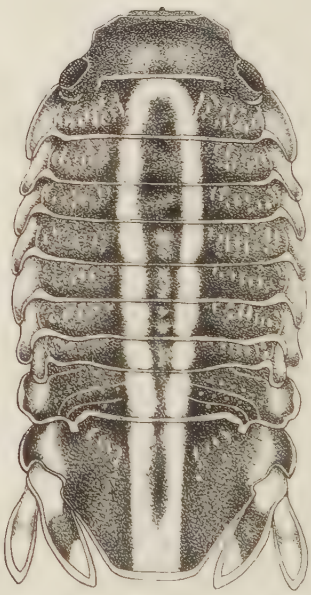
1



2



3

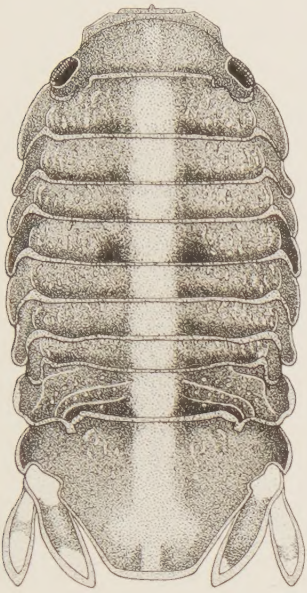


4

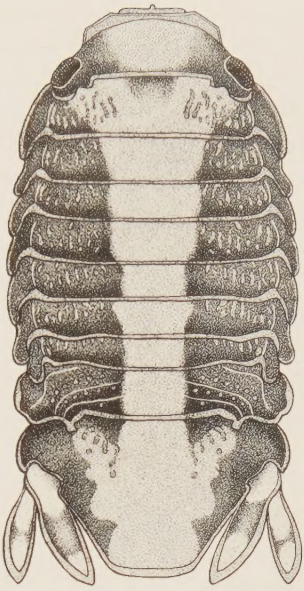
R. Lejuez del

Planche X

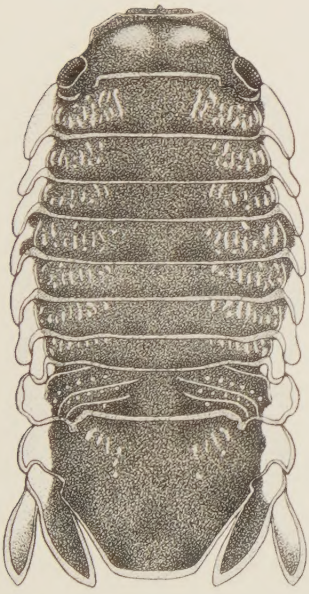
Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri*.



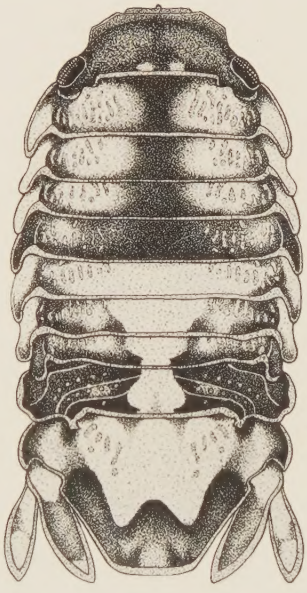
1



2



3

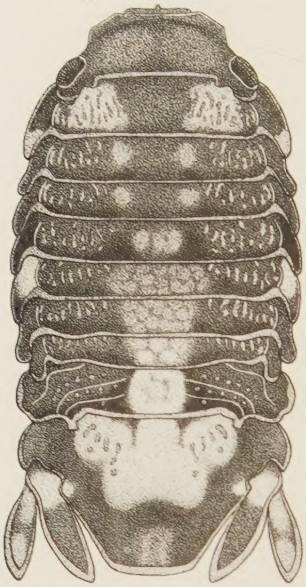


4

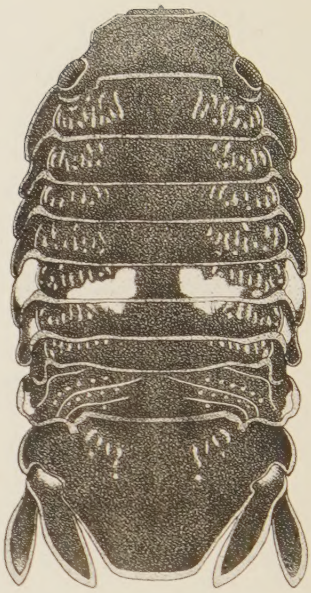
R. Lejuez del.

Planche XI

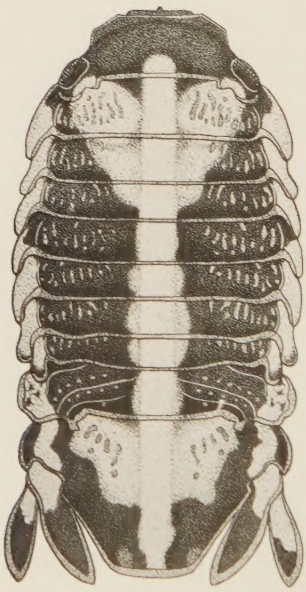
Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri*.



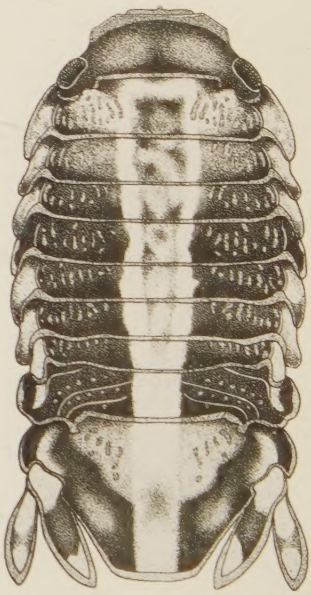
1



2



3



4

R. Lejuez del.

Planche XII
Polychromatisme de *Sphaeroma hookeri*.

IMPRIMERIE LOUIS JEAN -